

SÉRIE A. N° 683

N° D'ORDRE

1439

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. ARMAND DEHORNE

PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LILLE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA DIVISION DE LA CELLULE. —
II. HOMÉOTYPIE ET HÉTÉROTYPIE CHEZ LES ANNÉ-
LIDES POLYCHÈTES ET LES TRÉMATODES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 Xbre 1911, devant la Commission d'examen

MM. G. PRUVOT :

Président.

MOLLARD

GENTIL

} *Examineurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE A. SCHULZ

3, Place de la Sorbonne, 3

1911

SÉRIE A. N° 683

N° D'ORDRE

1439

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. ARMAND DEHORNE

PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LILLE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA DIVISION DE LA CELLULE. —
II. HOMÉOTYPIC ET HÉTÉROTYPE CHEZ LES ANNÉ-
LIDES POLYCHÈTES ET LES TRÉMATODES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *24 juil*, devant la Commission d'examen



MM. G. PRUVOT :

Président.

MOLLIARD

GENTIL

{ *Examineurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE A. SCHULZ

3, Place de la Sorbonne, 3

1911

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

<i>Doyen</i>	P. APPELL, <i>Professeur</i>	Mécanique rationnelle.
<i>Doyen honoraire</i>	G. DARBOUX, —	Géométrie supérieure.
<i>Professeurs honoraires</i>	L. TROOST.	
	CH. WOLF.	
	J. RIBAN.	
<i>Professeurs</i>	LIPPMANN	Physique.
	BOUTY	Physique.
	BOUSSINESQ	Physique mathémat. et calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ.....	Astronomie mathématique et mécanique céleste.
	Y. DELAGE.....	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	G. BONNIER.....	Botanique.
	DASTRE.....	Physiologie.
	KENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
	GOUSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	CHATIN	Histologie.
	HALLER	Chimie organique.
	JOANNIS.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET	Physique.
	WALLERANT	Minéralogie.
	ANDOYER	Astronomie physique.
	PAINLEVÉ	Mathématiques générales.
	HAUG	Géologie.
	HOUSSAY	Zoologie.
	H. LE CHATELIER.....	Chimie.
	GABRIEL BERTRAND.....	Chimie biologique.
	Mme P. CURIE.....	Physique générale.
	CAULLERY	Zoologie, Evolution des êtres organisés.
	C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.....	Chimie.
	BOREL	Théorie des fonctions.
<i>Professeurs-adjoints</i>	MARCHIS	Aviation.
	G. PRUVOT.....	Zoologie, anatomie, physiologie comparer.
	Jean PERRIN.....	Chimie Physique.
	N	Application de l'analyse à la géométrie.
	N	Calcul différentiel et calcul intégral.
	PUISEUX.....	Mécanique et astronomie.
	LEDUC	Physique.
	MATRUCHOT.....	Botanique.
	MICHEL	Minéralogie.
	HÉROUARD.....	Zoologie.
	Léon BERTRAND	Géologie.
	Rémy PERRIER	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
	COTTON.....	Physique.
<i>Secrétaire</i>	D. TOMBECK.	

A Monsieur le Professeur A. MALAQUIN



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES SUR LA DIVISION DE LA CELLULE

II

HOMÉOTYPIE et HÉTÉROTYPIE chez les Annélides polychètes et les Trématodes

PAR

ARMAND DEHORNE

Préparateur à la Faculté des Sciences de Lille.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	2
Introduction à l'étude des chromosomes	5
Technique employée	16
PREMIÈRE PARTIE : La mitose homéotypique.	
A. Dans l'épiderme de <i>Sabellaria spinulosa</i> , Leuck	17
B. Dans les spermatogonies de <i>Sabellaria</i>	39
C. Dans les spermatogonies de <i>Fasciola hepatica</i> L.	49
<i>Discussion.</i>	
A. Les transformations télophasiques	53
B. La division longitudinale	61
C. Couronnes et plaques équatoriales	67
DEUXIÈME PARTIE : L'Hétérotypie et les mitoses de maturation.	
A. Dans la spermatogénèse de <i>Sabellaria spinulosa</i> Leuck	70
1. Le noyau des spermatocytes I au début de son évolution (p. 70). 2. L'Anamitose (p. 73). 3. L'accouplement des anses pachytènes, la formation des anneaux	77
B. Dans la spermatogénèse d' <i>Ophryotrocha puerilis</i> Clprd. Mecz	84
C. Dans la spermatogénèse de <i>Lanice conchylega</i>	89
D. Dans l'ovogénèse de <i>Sabellaria</i>	95
E. Dans la spermatogénèse de <i>Fasciola</i>	108
F. Dans l'ovogénèse de <i>Fasciola</i>	113

<i>Discussion sur les mitoses maturatives</i>	115
1. Interprétation de GRÉGOIRE pour <i>Lilium</i> (p. 116). 2. Interprétation de JANSSENS chez <i>Batrachoseps</i> ♂ (p. 120). 3. Interprétation de CARNOY et LEBRUN dans les Tritons ♀ (p. 127). 4. Interprétation de VEJDOWSKY et de BONNEVIE (p. 130). 5. Les divisions de maturation dans l'œuf d' <i>Aplysia punctata</i> , d'après JANSSENS (p. 131). 6. Interprétation de MATSCHKER chez les Copépodes ♀ (p. 132). 7. Cas du <i>Zoogonus mirus</i> Lss (p. 133). 8. Cas de l' <i>Ophryotrocha</i> (p. 136). 9. Cas du <i>Tomopteris</i> (p. 139). 10. Cas de <i>Myxine</i> et de <i>Spinax</i> (p. 146). 11. Le nombre des anses pachytènes chez <i>Pristiurus</i>	148
TROISIÈME PARTIE : Conclusions.	
1. La division longitudinale (p. 148). 2. La nature du chromosome (p. 150). 3. La persistance des chromosomes et l'activité de la télophase (p. 152). 4. La théorie pseudopodiale de l'état quiescent (p. 153). 5. Etat le plus fréquent du noyau (p. 154). 6. Les mouvements de la métaphase (p. 154). 7. La subdivision dans les noyaux du dernier repos gonial (p. 155). 8. L'Anamitose (p. 155). 9. Absence de pseudo-réduction (p. 156). 10. Signification du Synapsis (p. 156). 11. La valeur des anneaux chez <i>Sabellaria</i> ♂ (p. 157). 12. Nature de la réduction (p. 158). 13. Homéotypie, Hétérotypie (p. 159). 14. La ségrégation chromosomique (p. 160). 15. Le schéma gonométrique (p. 161). 16. Les cytes II et la pureté des gamètes de MENDEL (p. 163). 17. Amitose et Hétérotypie (p. 164). 18. La xénie chromosomique (p. 166). 19. Le schéma hétérohoméotypique et la théorie de la conjugaison des chromosomes	167
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	167
EXPLICATION DES PLANCHES.....	171

AVANT-PROPOS

Avant de passer à l'exposé du sujet, je dois dire de quelle façon je fus amené à embrasser cette étude cytologique. Lorsque je m'attachai aux problèmes de la division cellulaire, il y avait plusieurs années que je me livrais à l'étude des Annélides Polychètes sous la direction de M. le professeur MALAQUIN. Entre autres, je comptais reprendre la famille des Sabellarides sous la forme d'une monographie largement développée qui eût compris aussi la segmentation de l'œuf et l'embryogénèse. J'étais poussé d'abord par le fait que j'étais assuré d'un matériel extrêmement facile à se procurer et en tous temps de l'année. A la côte de LE PORTEL, *Sabellaria spinulosa*. Leuck. vit en très grande abondance sur les roches du fort de l'HEURT, où la récolte est possible même par les marées moyennes du mois. J'étais encouragé d'autre part, par la facilité avec laquelle on peut réaliser la fécondation artificielle dans cette espèce.

Dans une monographie de ce genre, après avoir revu la

morphologie externe, telle qu'elle a été décrite par les auteurs, on étudie les uns après les autres les organes internes, dont les rapports sont le plus souvent encore mal indiqués, et dont l'histologie est en général inconnue ou laisse fort à désirer. C'est ainsi qu'à la suite d'ÉDOUARD MEYER (1887) dont le nom fait autorité en matière d'annélidologie, j'avais repris attentivement sur des coupes sériées, la description des néphridies thoraciques, qui sont toujours si curieuses chez les vers tubicoles.

J'avais montré que, contrairement aux données du savant russe, les deux néphridies thoraciques de l'Hermelle ne se soudent en aucun point l'une à l'autre, et que, loin de s'ouvrir, antérieurement et dorsalement, par un orifice médian commun, ainsi que cela existe chez les Serpules, elles s'ouvrent toutes deux par un néphridiopore latéral. Elles sont du type cirratulien et non pas, comme on le pensait, du type serpulien.

A leur tour, les autres parties du corps de l'Hermelle, avec leurs différents tissus, avaient été aussi examinées avec soin. Mais, lorsque j'arrivai à l'étude du système nerveux et à celle des glandes génitales, je ne tardai pas à me convaincre que le plan que je m'étais tracé au début était infiniment trop vaste, et qu'il m'était impossible de conserver le cadre ancien, si je ne voulais pas sacrifier dans le résultat, la profondeur à l'étendue. Ce qui faisait naguère l'objet d'un chapitre de quelques pages nécessite maintenant de longues et pénibles recherches en raison même de l'immense progrès qui a été réalisé dans cette voie, au moins au point de vue de la morphologie. Le temps n'est plus décidément des monographies de familles comme il en a été fait un grand nombre dans le passé. Non point que ces sortes d'entreprises aient perdu leur nécessité, mais parce que l'histologie, et, à sa suite, la cytologie, avec leur lenteur et leur minutie, sont venues compliquer infiniment la tâche de l'anatomiste.

J'ai dû ainsi renoncer momentanément à la majeure partie

de mes recherches, lorsque j'abordai l'étude de l'ovaire et du testicule de *Sabellaria*. A mesure que je prenais connaissance de la bibliographie considérable des travaux de cytologie effectués surtout à l'étranger sur les glandes génitales, je me séparai de plus en plus des questions zoologiques qui m'avaient occupé jusque là. L'intérêt pressant que présente l'étude de la reproduction, inséparable de celui des problèmes de l'Hérédité, me força rapidement à oublier le groupe de vers qui avait plus spécialement requis mon attention auparavant.

Bien plus, je fus par la suite amené à étendre mes observations, tout d'abord à d'autres annélides polychètes comme *Lanice* et *Ophryotrocha*, puis à un autre groupe de vers comme les Trématodes. C'est ainsi que ce mémoire traite également en détail de l'ovogénèse et de la spermatogénèse dans la grande Douve du foie du Mouton. Une remarquable unité règne sur tout ce domaine de la formation des éléments reproducteurs. On ne sera pas surpris si je dis que j'ai éprouvé la valeur de mes conclusions sur un bien plus grand nombre d'animaux, et les plus divers. Aussi, deux autres mémoires analogues à celui-ci sont-ils en préparation. L'un sur la spermatogénèse de la Salamandre, l'autre sur celle du Rat.

Il me reste avant de clore cet avant-propos un devoir à remplir, c'est de m'acquitter envers les deux maîtres qui m'ont accueilli dans ce laboratoire.

Je suis très reconnaissant à M. le professeur PAUL HALLEZ de l'atmosphère agréable et recueillie qu'il crée autour de lui. J'en ai profité plus que personne, et si j'ai pu mener à bien ces recherches, c'est en partie grâce à la liberté et à l'initiative dont j'ai toujours joui largement. J'ai eu le plaisir de faire, sous sa savante direction, de nombreux séjours au laboratoire maritime de LE PORTEL ; je n'oublierai pas les belles heures d'observation enthousiaste que j'ai passées dans cette excellente maison.

M. le professeur MALAQUIN a toujours été d'une grande

amabilité à mon égard. En me choisissant comme collaborateur pour l'étude des Annélides d'AMBOINE, il m'a permis de faire mon apprentissage de morphologiste de la meilleure façon. Plus tard, lorsque j'orientai mes recherches dans une voie précise, il suivit mes efforts avec une vive sollicitude, et je pus, grâce à sa bienveillance, m'entourer des conditions de travail les plus favorables. Je suis heureux de lui témoigner ma respectueuse sympathie et ma reconnaissance en lui dédiant cette thèse.

Je suis aussi très heureux d'assurer MM. PRUVOT et RACOVITZA, directeurs des *Archives de Zoologie*, de ma profonde gratitude. Les dessins des planches qui accompagnent ce mémoire étaient plus difficiles à exécuter que ceux d'aucune autre espèce. En accueillant mon travail dans leur revue, non seulement ils m'ont fait le plus grand honneur, mais encore ils m'ont rendu un véritable service.

D'autre part, M. le professeur PRUVOT a bien voulu présider la soutenance de cette thèse en Sorbonne ; je le prie d'agréer mes sincères remerciements.

Introduction à l'étude des chromosomes

L'importance théorique qui s'attache à l'étude des éléments reproducteurs est considérable et intimement liée à l'interprétation des phénomènes de l'hérédité.

Comme il est bien certain que, d'une façon ou d'une autre, les caractères héréditaires sont inhérents au protoplasme des éléments reproducteurs, on se préoccupe depuis longtemps de connaître le véritable substratum de ces caractères. Cette préoccupation fait le fond des systèmes biologiques édifiés dans la seconde moitié du siècle dernier. A part quelques rares auteurs, indifférents au souci de matérialiser histologiquement l'hérédité, tous les autres admettent qu'elle est représentée dans le protoplasme par de minuscules unités

matérielles échappant peut-être à l'observation, mais dont l'existence logique peut être affirmée légitimement. Tel est le trait commun de toutes les hypothèses particulières.

Mais, tandis que pour DARWIN, par exemple, les particules représentatives sont extrêmement libres et circulent toutes dans l'organisme entier sans souci des territoires cellulaires, il n'en est déjà plus de même pour ses successeurs immédiats. Pour DE VRIES (1889), la circulation des particules est limitée au seul territoire cellulaire. Alors que le cytoplasme d'une cellule contient beaucoup de particules, mais de peu de sorte pour une espèce cellulaire donnée, le noyau de la même cellule possède toutes les sortes de particules de l'individu. Elles ne fonctionnent pas, elles sont là disposées uniquement pour assurer la transmission héréditaire. L'hypothèse de DE VRIES est tout entière favorable au rôle exclusif du noyau dans cette fonction, car dans les conditions de cette hypothèse le noyau seul est capable de transmettre intégralement aux produits les caractères des générateurs. OSCAR HERTWIG, à peu près à la même époque, pose aussi en principe que la substance héréditaire est contenue dans le noyau.

Avec WEISSMANN, on fait un pas de plus dans la spécialisation histologique. Non seulement le noyau est chargé du rôle héréditaire, mais on peut préciser davantage : la chromatine constitue le support matériel de l'hérédité ; chacune des propriétés héréditaires d'un organisme est représentée dans la chromatine des éléments sexuels par un élément bien déterminé. Comme chacun des parents apporte sa part de particules représentatives, celles-ci ne tarderaient pas à s'accumuler dans des propriétés colossales. WEISSMANN fut ainsi conduit à admettre, comme un postulat logique, qu'il devait se produire au cours de l'évolution ontogénique une diminution, une *réduction* du nombre des particules représentatives, pour éviter leur suraccumulation.

La nécessité d'une réduction étant admise, il s'agit de savoir où et comment elle s'opère. Evidemment dans les cel-

lules sexuelles et par la division du noyau, puisque celui-ci renferme la substance représentative, la chromatine. Or, à cette époque, aucune observation précise n'avait encore été faite sur les phénomènes réductionnels. On discutait sur la signification des globules polaires. WEISSMANN admit que, par la formation du premier globule polaire, l'œuf expulse une substance peut-être nuisible à son développement ultérieur, et en tous cas inutile au point de vue de l'hérédité, tandis que la formation du second globule produit la réduction de particules représentatives que ses considérations théoriques l'avaient conduit à postuler.

D'où la nécessité théorique de deux sortes de divisions : tandis que la formation du premier globule polaire se réalise grâce à la *division équationnelle*, d'après laquelle les chromosomes-filles obtenus par une segmentation longitudinale sont constitués de particules représentatives identiques et identiquement disposées, celle du second globule polaire se réalise grâce à la *division réductionnelle*. A la suite de cette division, les noyaux-filles reçoivent seulement la *moitié* des particules représentatives contenues dans le noyau-mère. WEISSMANN suppose que cette réduction est due :

Ou bien à une séparation des chromosomes entiers en deux groupes,

Ou bien à une division transversale des chromosomes.

Des faits confirmant sa théorie furent tout d'abord fournis par HAECKER, par VOM RATH et par RUCKERT, mais dans la suite, on reconnut que toutes les divisions de maturation ne s'accomplissent pas suivant le type weissmannien. Chaque auteur émit alors une conception personnelle de la réduction s'accordant avec ses observations particulières ; ou n'en émit aucune, se contentant de constater le fait de réduction.

J'ai insisté un peu longuement sur cette partie des déductions du grand théoricien allemand, parce que c'est, dans l'ordre de la matérialisation du pouvoir héréditaire, le sys-

tème le plus puissant et le plus précis qui fût formulé il y a quelque vingt ans. Après avoir subi toutes les attaques, il s'en faut qu'il soit complètement démodé. Après avoir inspiré ou déterminé un nombre considérable de recherches, il s'en faut que sa riche matière soit épuisée.

De nos jours, de très grands progrès ont été réalisés et de nombreuses certitudes ont été acquises, mais on retrouve parmi les cytologistes les mêmes tendances que précédemment ; elles se reflètent dans les trois opinions suivantes :

1^o Le plasma germinatif n'est pas un agrégat de parcelles correspondant à des parties distinctes de l'organisme. L'œuf fécondé renferme toutes les propriétés futures de l'individu, toutes sont contenues dans une portion, si petite qu'elle soit, de l'œuf, et non pas individualisées dans l'espace. Autrement dit, pour employer les expressions mêmes de HERBST, les propriétés héréditaires sont contenues dans l'œuf et dans le spermatozoïde à l'état *intensif* et non pas à l'état *extensif* (1). Les auteurs de cette catégorie se défendent de tout besoin de matérialisation de l'hérédité.

2^o Il y a une seconde catégorie d'auteurs pour qui la matérialisation des propriétés héréditaires est légitime et même nécessaire. Mais l'attribution exclusive aux seuls chromosomes de ces propriétés constitue pour eux une présomption insoutenable. Tandis qu'aux yeux de MEVES, l'hérédité est assurée à la fois par le noyau et le cytoplasme, les qualités du noyau étant transmises par les chromosomes, celles du cytoplasme par les chondriosomes, FICK admet la possibilité d'un *idioplasme* qui intéresserait le cytoplasme en même temps que le noyau ;

3^o On croit que le plasma germinatif n'existe pas en dehors du noyau qui est l'élément essentiel de la cellule et joue un rôle dominateur par rapport au cytoplasme. Le plasma germinatif dont la continuité est assurée, est représenté matériel-

(1) Je tire ce document de l'un des brillants articles que CAULLERY et MESNIL font paraître chaque année, dans la *Revue des Sciences pures et appliquées*, sur l'état de la Biologie,

lement par les chromosomes ; chaque chromosome fixe une partie des propriétés de l'espèce. Ce postulat implique nécessairement la notion de la permanence et de l'individualité chromosomiques. Si l'on se range à cette opinion, il devient extrêmement important d'étudier de très près la façon dont se comportent les chromosomes au cours des mitoses maturationnelles. Les expressions de *division équationnelle* et de *division réductionnelle* prennent alors toute leur signification, et il n'est pas de question biologique plus intéressante à élucider maintenant que celle de la maturation des produits génitaux.

Je n'ai pas l'intention de traiter ici l'idée de la matérialisation des phénomènes héréditaires, ni d'envisager sa légitimité. Sans doute, on n'a pas prouvé d'une façon absolue que les chromosomes représentent exclusivement le plasma germinatif, et il demeure possible qu'ils ne sont pas les seuls détenteurs des caractères héréditaires. Si telle était la vérité, l'intérêt qui s'attache à leur étude serait considérablement diminué. Mais leur étude détaillée ne serait pas moins désirable pour cela. La structure nucléaire mérite encore de nombreuses recherches ; toutes les difficultés qu'elle présente au seul regard de la morphologie sont loin d'avoir été résolues. Même dépouillée complètement de l'attrait qu'elle emprunte aux questions d'hérédité, il reste toujours à une telle étude d'apporter un peu plus de netteté dans la connaissance de l'ensemble cellulaire.

D'autre part, à un moment où la biologie est sur le point d'entrer dans la voie expérimentale, où se multiplient partout les recherches de génétique, où l'on tente des hybridations de types éloignés, il semble particulièrement nécessaire de revoir si les idées acquises sur les mitoses multiplicatrices ou réductrices sont toujours valables. Sans doute, les recherches de ROSENBERG (1904) sur les croisements de *Drosera*, celles de MEVES sur la spermatogénèse de l'Abeille et du Frelon (1907), celles aussi de VON BAEHR (1909) sur les Aphidiens

méritent le plus vif intérêt. Ces travailleurs ont été appelés, chacun de son côté, à interpréter des mitoses maturatives et nous avons tout lieu de croire qu'ils ont décrit fidèlement ce qu'ils voyaient dans leurs préparations. Mais, ils ont aussi, dans une certaine mesure, tenu compte des connaissances actuelles sur ces sortes de mitoses. Comme ils ne se proposaient pas exclusivement l'étude de leur fonctionnement, il est à craindre qu'ils ne les aient interprétés à travers les opinions des spécialistes en la matière. Or, il faut le reconnaître, après dix années de recherches très actives, on n'est pas du tout fixé sur le mécanisme des mitoses maturatives. On rencontre dans ce chapitre un grand nombre de théories qui, toutes, sans doute, donnent satisfaction à l'esprit, mais qui, certainement, ne conviennent pas toutes à la réalité. Plusieurs schémas explicatifs de la réduction sont proposés, alors qu'il est naturel de penser qu'ici comme partout, on doit arriver à l'unité.

Dans ces conditions, n'est-il pas absolument nécessaire, avant toute chose, d'établir nettement les points essentiels des processus réductionnels, de connaître en toute certitude la valeur des éléments réduits. A quoi nous avançons de réaliser des expériences bien conduites, s'il nous marque les notions fondamentales qui permettent d'en interpréter sûrement les résultats généraux ?

L'intérêt de la spermatogénèse et de l'ovogénèse réside en grande partie, dans l'étude de la réduction chromosomique. Le phénomène de la réduction, dont la découverte revient entièrement à EDUARD VAX BENEDEK, est depuis longtemps considéré comme une loi générale du développement.

On sait en quoi consiste essentiellement cette réduction : d'une génération d'éléments cellulaires renfermant n chromosomes dérive, par l'intermédiaire de processus spéciaux, une génération de cellules à $\frac{n}{2}$ qui constituent les éléments reproducteurs proprement dits. Ainsi, d'un côté on obtient

la spermatide, élément réduit pourvu de $\frac{n}{2}$ chromosomes, et de l'autre l'ovotide, pourvue également de $\frac{n}{2}$ chromosomes. La spermatide, sous sa forme dérivée mobile ou spermatozoïde, se fusionne avec l'ovotide dans l'acte même de la fécondation. Les chromosomes de l'une s'ajoutent à ceux de l'autre, et le nombre n que comporte tout élément somatique est définitivement reconstitué.

Dès lors, grâce à la division longitudinale équationnelle, qui a pour effet de donner deux noyaux qualitativement identiques au noyau primitif, un nombre considérable de cellules à n prendront naissance aux dépens de ce premier élément somatique qu'est l'œuf fécondé. Par la multiplication répétée de ces cellules s'édifient ainsi les êtres adultes dont tous les noyaux renferment régulièrement n chromosomes.

Si le fait biologique de la réduction est une vérité incontestable, si aucun doute ne s'élève plus maintenant sur ce résultat capital, en revanche il est toujours question de savoir de quelle manière et à quel moment de l'évolution des produits sexuels se réalise ce remarquable processus. La réduction s'opère-t-elle au cours d'une mitose particulière, comme le pensait WEISSMANN ; ou bien, se réalise-t-elle spontanément au sein même du noyau d'une cellule-mère, comme l'ont voulu quelques auteurs ?

Pour ceux-ci, la réduction numérique s'opérerait dès avant les mitoses de maturation, soit que le noyau des ovogonies ou des spermatogonies ne renferme déjà plus que la moitié du nombre des chromosomes de l'espèce, soit qu'une véritable réduction s'effectue dans le noyau de l'ovocyte et du spermatocyte de premier ordre. Dans les deux cas, les mitoses maturatives ressemblent alors de tous points aux mitoses somatiques, à cela près qu'elles se font sur le nombre déjà réduit. (*Schéma eumitotique* de KORSCHOLT (1903).

En ce qui concerne la réduction numérique au niveau des ovogonies et des spermatogonies, c'est-à-dire, lors du

passage des cellules somatiques aux cellules-mères des éléments sexuels, BOVERI a pensé jadis qu'elle devait s'effectuer par résorption d'une moitié des chromosomes dans le noyau ; mais cette opinion est complètement abandonnée aujourd'hui. Chacun sait maintenant que les gonies renferment toujours le nombre somatique régulier.

Quant au mode de réduction dans le spermatocyte ou l'ovocyte I, je rapporterai surtout l'opinion de MEVES (1897) : le matériel nucléaire, au lieu de s'organiser, ainsi que cela a lieu normalement en n chromosomes, ne se dispose au contraire qu'en $\frac{n}{2}$ qui peuvent être considérés comme bivalents, par segmentation d'un spirème en $\frac{n}{2}$ tronçons. Dès 1893, BRAUER avait déjà émis l'opinion que dans le spirème de la première division de maturation, il ne se produisait qu'une segmentation transversale sur deux. Je ne me rallie aucunement à ces interprétations, mais elles ont le mérite de localiser exactement le phénomène ; c'est, en effet, le noyau des cytes I qui subit la réduction numérique.

Pour beaucoup d'autres auteurs, la réduction ne s'effectue pas avant les mitoses maturatives. Elle ne fait que se préparer au cours de la longue évolution du noyau des cytes I. Mais deux interprétations différentes se rencontrent encore, selon que l'on reconnaît ou non l'exactitude de la théorie de la conjugaison des chromosomes, selon que l'on admet ou non le groupement de n chromosomes somatiques en $\frac{n}{2}$ paires dont les éléments seront dissociés au cours de la première mitose maturative.

Lorsque j'entrepris les recherches cytologiques qui font l'objet de ce mémoire, la théorie de la conjugaison des chromosomes commençait seulement d'être connue, grâce surtout aux remarquables publications des SCHREINER qui sont certainement les plus brillants protagonistes de l'idée de la copulation parallèle. Ce sont eux qui, du côté des zoologistes, ont le plus fait pour sa diffusion, depuis la parution de leur tra-

vail de 1905 sur la spermatogénèse de *Tomopteris helgolandica*.

Mais à vrai dire, il y avait longtemps déjà que la science s'était emparée de cette passionnante question. C'est HENKING qui, le premier, en 1891, propose l'idée d'un accouplement de chromosomes deux par deux, dans la spermatogénèse de *Pyrrhocoris*. Mais l'accolement peut se réaliser diversement ; il importe d'en préciser le procédé. En 1898, MONTGOMERY pense qu'il se fait grâce à l'aboutement des chromosomes *end to end*, et en 1901, à propos de *Pentastoma*, il suggère que, de plus, la conjugaison s'effectuerait entre un chromosome paternel et son homologue maternel.

En 1900, un excellent travail de HANS VON WINIWARTER oriente les recherches dans une voie nouvelle qui sera féconde. Il émet pour la première fois l'idée d'un fusionnement latéral de deux filaments chromatiques et de la possibilité d'expliquer par ce processus la réduction du nombre des chromosomes. Il trouve au début de l'évolution des ovocytes des mammifères, dans le noyau, un assemblage de filaments fins, grêles, moniliformes et très longs, nullement anastomosés entre eux, mais reliés par de fines travées achromatiques. C'est le stade des *noyaux leptotènes*. Bientôt, de nombreuses dualités apparaissent qui représentent un acheminement à la conjugaison des filaments deux à deux ; ceux-ci, accolés étroitement, forment un certain nombre de filaments épais, moniliformes, montrant exceptionnellement un dédoublement local des microsomes. C'est le stade des *noyaux pachylènes*.

La plupart des auteurs qui admettent que la réduction numérique est due à une semblable copulation de chromosomes, croient que cette réduction se produit à un stade de l'évolution des cytes I décrit pour la première fois par MOORE (1895), au stade *synapsis*. Ce stade, retrouvé depuis dans les groupes les plus divers, se caractérise par la rétraction des chromosomes sous la forme de filaments fins, dits leptotènes, en un point du noyau. Au cours de la rétraction se produit

le parallélisme des filaments chromosomiques qui prépare la copulation. Ainsi serait effectuée la réduction du nombre des chromosomes. La mitose I séparerait les deux chromosomes somatiques entiers accouplés pendant le Synapsis, et devrait par conséquent être considérée comme réductionnelle, au sens de WEISSMANN.

La théorie de WINIWARTER a été reprise dans la suite par un bon nombre d'auteurs, aussi bien botanistes que zoologistes. Parmi les botanistes, dès 1904, on rencontre les noms de GRÉGOIRE, de BERGHS et de ALLEN ; ensuite viennent s'ajouter ceux de STRASBURGER et de ROSENBERG. Du côté des zoologistes, l'idée de l'accouplement latéral a été, comme je l'ai dit plus haut, particulièrement bien défendue par A et K. E. SCHREINER, dont les résultats ont été confirmés pour les animaux par toute une série de mémoires. Maintenant, la théorie du synapsis et de la copulation des chromosomes est celle qui jouit de la plus grande faveur.

Pourtant, l'idée de la conjugaison, qui se base presque nécessairement sur la notion de permanence des chromosomes et sur celle de leur individualité a été l'objet des plus vives critiques.

Ainsi, pour la Salamandre, matériel étudié aussi par les SCHREINER, « MEVES conteste formellement d'après ses observations personnelles, la possibilité de reconnaître des chromosomes dans les jeuness permatocytes I au repos. Si, par conséquent, les chromosomes de la division précédente sont entièrement disloqués et si ceux de la division suivante ne sont pas encore formés, il ne peut être question de voir dans les images de conjugaison des SCHREINER, qu'une copulation de filaments chromatiques (1) » et non pas de chromosomes. Aussi pense-t-il que seule l'imagination peut retrouver des traces des chromosomes dans l'étape quiescente qui sépare la dernière mitose goniale et les premiers stades préparatoires des mitoses maturatives.

(1) Cité d'après DUESBERG (1903), collaborateur ordinaire de MEVES.

Mais il y a plus : pour MEVES (1907) qui se base, non seulement sur les observations de son maître FLEMMING (1887 et 1891), à l'occasion des mitoses du péritoine et de l'épithélium buccal de la Salamandre, mais aussi sur les siennes propres, on trouve, dans les prophases somatiques, les mêmes images que dans la période d'accroissement des cytes de premier ordre. Toute l'hypothèse de la copulation parallèle repose sur une interprétation défectueuse de la division longitudinale du spirème chromatique, laquelle est beaucoup plus précoce qu'on ne le croit généralement. *Es gibt Keine parallele Konjugation der Chromosomen !* (1908).

Je ferai remarquer que cette critique avait été faite, dès 1905 par FARMER-MOORE. Déjà, à cette époque, les deux cytologistes anglais reprochaient à GRÉGOIRE d'avoir pris, pour des dualités d'accolement, le début de la division longitudinale du spirème qui se ferait à la sortie du réseau nucléaire.

Je rappellerai aussi les remarques très justes faites récemment par HÄCKER (1909) à propos des mitoses ordinaires des Radiolaires du groupe des Aulacanthides. Il signale à la prophase des parallélismes et des torsions de chromosomes l'un autour de l'autre, comme il en a été décrit à la prophase de la première mitose maturative, et sur lesquels a été édiflée la théorie de la conjugaison.

Comme il n'entre pas dans mon dessein de faire ici l'exposé complet de la question des chromosomes et des mitoses maturatives, telle qu'elle se présentait au moment où j'accomplissais mes premières recherches, je n'étendrai pas plus longuement cet article.

Qu'il me suffise d'ajouter qu'à cette époque, les plus récentes critiques, adressées à la théorie de la copulation remettaient à l'ordre du jour, comme on a pu le voir un peu plus haut, l'étude de la mitose ordinaire. Avant de conclure sur la valeur et le mécanisme de la réduction, j'ai pris soin de m'instruire par mes propres yeux sur la morphologie des noyaux en général et j'ai refait complètement, au moins en ce qui concerne les

chromosomes, l'étude de cette mitose ordinaire. Si j'ai bien fait d'agir ainsi, si la précaution que j'ai prise m'a réellement permis d'atteindre à quelques résultats plus féconds, j'espère que mes conclusions apaiseront pour un temps les polémiques cytologiques actuelles.

Le zoologiste qui assiste à ces discussions éprouve les plus grandes difficultés à s'orienter dans le pêle-mêle des propositions contradictoires. Le nombre inquiétant de mots tout nouveaux rebutants et d'ailleurs parfaitement inutiles, employés par certains auteurs, n'est pas fait non plus pour le rassurer. Et il ne tarde pas à se lasser d'un conflit qui lui paraît si lointain et si obscur.

Technique employée

FIXATEURS : liquide platino-osmique de HERMANN, liquide chromo-acéto-osmique de FLEMMING, solution de GILSON-PETRUNKEWITSCH ; liqueur de TELLYESNICKI.

COLORANTS : hématoxyline au fer de HEIDENHAIN ; hémalun ; hématoxyline de EHRLICH (rarement)

PREMIÈRE PARTIE

La mitose homéotypique

DÉNOMINATIONS. — FLEMMING a désigné dans son travail de 1887, sous les noms de *homéotypie* et *hétérotypie* deux variantes de son schéma général. Ces deux sortes de mitose ont, dans la pensée de FLEMMING, un caractère commun : la division longitudinale y est précoce. Tandis que dans le schéma classique, la division longitudinale se montre seulement à la métaphase, au moment où les anses sont disposées en une couronne équatoriale régulière, elle se montre ici déjà dans le stade spirème prophasique.

Voici maintenant, toujours d'après FLEMMING, quelles différences sépareraient l'homéotypie de l'hétérotypie.

Dans l'*homéotypie*, les anses jumelles se séparent aussitôt ; elles sont donc libres dans la couronne équatoriale. A la dislocation de celle-ci, elles se dirigent moitié par moitié vers les pôles ; les couronnes polaires ont ainsi la moitié moins de bâtonnets que la couronne équatoriale.

Dans l'*hétérotypie*, au contraire, les anses jumelles se resoudent par leurs bouts en formant un *anneau* qui vient se placer à l'équateur de la figure. En se soulevant vers les pôles, les anses forment une ellipse allongée, couchée longitudinalement sur le fuseau, puis elles se séparent à l'équateur et s'éloignent.

En somme, d'après ce qui précède, un seul caractère distingue l'hétérotypie, c'est la longue durée de la métaphase ; et l'on comprend que, décrites de cette façon, ces deux formes de mitose aient été considérées comme de simples variations qui n'altèrent en rien le schéma général de la division indirecte.

Or, d'accord en cela avec un certain nombre d'auteurs, j'espère montrer dans la suite qu'il existe, au contraire, une différence capitale entre les deux modes mitotiques désignés par FLEMMING. *Tandis que l'un caractérise toutes les mitoses somatiques en général, l'autre est le seul processus qui réalise la réduction numérique des chromosomes.* D'après le présent travail, l'hétérotypie caractérise exclusivement la première mitose de maturation.

Je vais d'abord étudier comment les chromosomes se comportent au cours des mitoses somatiques.

A. DANS L'ÉPIDERME DE SABELLARIA SPINULOSA Leuck.

Pl. I, fig. 1 à 12.

MATÉRIEL. — Les mitoses étudiées ici proviennent de coupes faites dans la région antérieure de *Sabellaria*. On sait que chez cette annélide, le corps présente en avant une masse muscu-

laire considérable, formée de deux parties plus ou moins complètement soudées. Une couronne de grosses soies de configuration variée, ou *palées*, surmonte cette masse musculaire profondément excavée sur la face ventrale. La dépression ventrale est encadrée, par des appendices cirriformes disposés en séries transversales et communément désignés sous le nom de tentacules de l'Hermelle. C'est l'épiderme de l'un de ces tentacules qui m'a fourni tous les stades décrits dans ce chapitre.

La section transversale d'un tentacule est généralement subrectangulaire. Or, la configuration de l'épiderme diffère selon qu'on examine l'un ou l'autre des grands côtés de cette section. D'un côté, en effet, l'épiderme est fort peu élevé et constitué de cellules cubiques dont le nombre est relativement restreint. Parmi les noyaux dont un certain nombre sont « en mitose », il y en a quelques-uns de petite taille et d'apparence fripée qui se colorent plus intensément ; quelques autres sont au contraire, volumineux, clairs et turgescents. De l'autre côté, l'épiderme est constitué par des cellules élevées, les noyaux sont nombreux et allongés dans le sens de la cellule. Tandis que, précédemment, les cellules étaient limitées à la surface libre par une cuticule nue, la plupart des éléments sont ici pourvus de cils vibratiles assez courts, dont on reconnaît aisément les cônes radiculaires. Je ne rencontre jamais de mitose de ce côté.

A droite et à gauche de la région ciliée, les noyaux ne sont pas orientés selon la normale et ils ont toutes les apparences de noyaux migrants. On ne peut pas dire que l'on voit nettement les limites cellulaires ; un grand nombre de fibrilles à direction perpendiculaire vont de la cuticule à la basale ; elles sont des fibres spongioplasmiques de soutien ; il est difficile de les différencier des membranes cellulaires, s'il en existe.

Sous l'épiderme cilié, la basale est légère ; mais, du côté opposé, la membrane basale est extraordinairement épaissie,

par suite de l'accumulation à son intérieur d'une abondante matière colloïdale, de consistance gélatineuse, offrant dans les coupes de grandes analogies avec la substance fondamentale des cartilages.

A l'intérieur de la basale, existe un revêtement peu important de tissu conjonctif qui limite une cavité axiale ne renfermant jamais d'éléments figurés. Je n'ai pas établi les rapports de cette cavité, mais je pense qu'elle est d'origine secondaire, et due à un creusement, selon l'axe tentaculaire, dans le tissu blastocélien.

Télophase.

Je débiterai par l'observation de la télophasé, et non par l'examen direct du noyau quiescent, ainsi qu'il a été fait trop souvent ; ce dernier étant seulement le résultat final de toutes les transformations télophasiques et s'expliquant par elles.

Lorsque les chromosomes sont parvenus au pôle, ils sont pressés étroitement les uns contre les autres de façon à ce que leurs courbures viennent en contact, tandis que leurs extrémités libres sont encore plus ou moins éloignées les unes des autres. En effet, les anses chromosomiques ayant la forme de V dont les branches sont tantôt égales, tantôt légèrement inégales durant l'ascension polaire, la pointe du V est tournée vers le sommet du fuseau, tandis que les branches sont dirigées obliquement par rapport à l'axe longitudinal. Il en résulte cette figure caractéristique, bien connue sous le nom de *couronne polaire fille*, incurvée sur sa face polaire et bombée sur la face opposée. Cet amas concavo-convexe où les limites des chromosomes ne se laissent pas toujours reconnaître facilement a bien été étudiée par GRÉGOIRE et ses élèves, sous le nom de figure de *tassement polaire*, que je lui conserverai volontiers.

J'ai eu un nombre assez élevé de ces couronnes polaires à ma disposition, et si la plupart défièrent l'analyse par leur

excessive contraction, quelques-unes m'ont permis d'affirmer à mon tour que l'individualité des anses n'y était nullement compromise ; il y a contact intime et non pas fusion. Deux faits plaident en faveur de cette opinion : 1^o Comme les chromosomes n'ont pas tous rigoureusement la même taille, ou bien ne se trouvent pas tous situés au même niveau dans la couronne, les extrémités libres de quelques-uns, tournées vers l'équateur, dépassent l'ensemble de la masse chromatique en faisant des saillies nettement accusées. Des saillies identiques se montrent du côté des coudes polaires ; 2^o Avec l'aide d'un bon éclairage, en faisant jouer la vis micrométrique et en déplaçant convenablement le condensateur, on se rend compte que loin d'être une masse de surface lisse, unifiée, elle est au contraire toute en reliefs et découpée profondément par des sillons allongés qui correspondent aux limites des branches chromosomiques. A ce stade, il est déjà difficile ici de reconnaître le cône achromatique qui est rentré dans le protoplasme fondamental.

L'examen des extrémités libres, qui font saillie hors de la masse de tassement polaire, est extrêmement intéressante.

L'extrémité de chaque branche n'est pas celle d'un bâtonnet indivis. Contrairement à ce que l'on pourrait attendre, chacune est double et un examen attentif ne tarde pas à révéler que le corps tout entier de chaque chromosome est doublé.

Des aspects, comme celui qui est représenté dans la figure 6. ne peuvent laisser aucun doute à cet égard. Les anses du tassement polaire sont déjà toutes divisées longitudinalement. Lorsque je reconnus cette particularité pour la première fois, je tentai de l'expliquer par le fait que les deux branches des anses s'étaient rapprochées très étroitement l'une de l'autre au cours de la télophase. Mais la suite de l'observation prouva que cette supposition est parfaitement inutile, et qu'il s'agit là de toute autre chose.

A la contraction du tassement polaire succède bientôt,

et dans la même situation, un premier mouvement de détente qui a pour résultat l'élargissement de la couronne. Les inégalités de longueur des extrémités s'accusent, en même temps que les chromosomes commencent à s'écarter les uns des autres. Il devient possible d'entreprendre la numération des anses qui entrent dans la constitution de chaque couronne polaire.

J'ai toujours compté avec certitude 8 anses à ce stade. Même avec un peu d'habitude, je parvenais à retrouver ce nombre dans les couronnes plus massives. Mais il faut s'entendre dans ces conditions sur la valeur du mot *anses*. Comme je l'ai dit plus haut, chacune offre d'une façon tout à fait claire une fente longitudinale complète. Ce qui fait qu'au moment où la couronne se transforme, nous rencontrons à chaque pôle 8 chromosomes dédoublés, soit 8 paires d'anses chromosomiques. C'est aux dépens de ces 8 paires que va se reformer le noyau-fille.

LE NOMBRE SOMATIQUE. — Maintenant comment devons-nous établir le nombre somatique d'après ces données ? Devons-nous arrêter le nombre à 8 ou bien à 16 ? Si l'on tenait compte jusqu'au bout des notions classiques qui localisent la division longitudinale à la fin de la prophase ou à la métaphase, il faudrait, quoique cela paraisse bien difficile, choisir 16 ; car, il est indubitable que, d'ores et déjà, l'on a affaire à 16 chromosomes et non plus à 8.

De deux choses l'une : ou bien le nombre somatique de *Sabellaria* est 16, les chromosomes étant naturellement groupés par paires. Et alors on doit être saisi de la justesse de l'opinion récente de STRASBURGER, quand il dit que les chromosomes somatiques vivent normalement groupés par paires. Ou bien, le nombre somatique est 8 ; la notion classique de la division longitudinale est fausse pour le cas présent, et nous sommes en droit, dès maintenant, de nous demander si elle est acceptable ailleurs.

Avant d'aller plus loin et de nous rendre compte complè-

tement de cette singularité, qui n'est probablement qu'apparente, acceptons la constatation pure et simple. *Au stade de la télophase, au moment où le noyau se reconstitue, les chromosomes de Sabellaria se présentent sous la forme de 8 paires, bien individualisées, d'anses étroitement réunies dans chaque paire.*

LE SUC NUCLÉAIRE. — En admettant qu'ils y soient jamais, les chromosomes ne demeurent pas longtemps nus dans le cytoplasme cellulaire. Ils sont bientôt entourés d'une atmosphère particulière qui peut être considérée comme la première manifestation du suc nucléaire.

On manque complètement de données précises sur l'apparition de cette atmosphère chromosomique et on en est réduit à des suppositions. J'ai observé le plus profondément qu'il m'a été possible toute cette partie transitoire de l'évolution nucléaire, et j'ai acquis la conviction que l'imbibition du début était due aux chromosomes eux-mêmes. Il ne faut pas, en effet, se représenter la substance chromosomique, même au moment qu'elle est le plus condensée, comme une matière solide et plus ou moins impénétrable, mais bien comme substance visqueuse, semi-fluide. MEVES et GRÉGOIRE en ont déjà fait la remarque. Je pense qu'au moment de la détente, cette substance laisse aller une partie de son eau de constitution, peu abondante au début, mais suffisante pour isoler chaque chromosome du cytoplasme ambiant.

Dès que le liquide intrachromosomique a commencé de sortir, toute la masse du tassement polaire subit une transformation curieuse. L'ensemble de la couronne gonfle manifestement, et il est dès lors certain qu'elle le fait autrement qu'avec ses propres ressources. Déjà s'établissent d'une façon active des courants liquides allant du cytoplasme aux chromosomes. On a l'impression d'assister à l'hydratation progressive du magma chromatique antérieur.

Le premier résultat de l'hydratation, ou du moins, de ce qui en offre l'apparence, est donc l'accroissement de l'ensemble

des chromosomes. Mais comme ceux-ci ont conservé la même masse qu'auparavant, ils doivent nécessairement s'allonger. Ils s'allongent et ils s'écartent parce que le futur noyau gagne en hauteur et en longueur tout à la fois. On arrive ainsi aux conditions de la figure 7.

Ce qui frappe au premier abord, c'est la répartition par paires des anses chromosomiques. Cinq paires seulement sont représentées dans chaque noyau-fille; mais le nombre complet est 8. J'ai dessiné cette mitose entre plusieurs autres au même stade, parce qu'elle montrait mieux les *couples chromosomiques*. On retrouve ici les anses doubles de la figure 4; on peut juger, en les comparant, du travail de *différenciation*, accompli depuis le stade de tassement polaire.

ANASTOMOSES. — Les anses se sont déjà considérablement allongées; elles sont au nombre de 16 qui représentent *deux fois le nombre somatique de Sabellaria*. En s'allongeant encore elles se présentent sous la forme de filaments fortement amincis, granuleux, moniliformes. Le sommet des V est en train de perdre son aspect angulaire et de s'arrondir; les branches s'écartent l'une de l'autre dans chaque anse. Quant aux extrémités libres, elles manifestent déjà une tendance à se recourber vers l'axe longitudinal de l'ancienne figure mitotique. De fines anastomoses se sont établies entre toutes les anses, réunissant les paires différentes entre elles et, dans chaque paire, les branches les unes aux autres. La formation des anastomoses a déjà été étudiée par quelques auteurs, mais aucun, semble-t-il, n'a apporté une solution satisfaisante. Je rapporterai seulement l'opinion de BOVERI et celle de GRÉGOIRE.

Pour BOVERI (1887), les ponts anastomotiques proviennent de la fusion de deux bourgeons poussant sur les côtés de deux chromosomes voisins.

GRÉGOIRE (1903) explique autrement la formation de ces trabécules. Pour lui, elles prendraient naissance à l'issue du tassement polaire, lorsque les anses se dégagent. Elles seraient « de la substance chromosomique étirée entre deux

bâtonnets qui s'écartent l'un de l'autre, après un contact assez étroit. » Comme sur le vivant, les chromosomes possèdent une consistance visqueuse, en s'éloignant, après contact, il est naturel que leur écartement amène la formation d'anastomoses nettement chromatiques, prenant les colorants spécifiques aussi bien que les chromosomes eux-mêmes.

Je ne puis apporter d'observation personnelle sur cette question. La taille des chromosomes étudiés ici ne m'a pas permis de tenter une analyse sérieuse. L'explication de GRÉGOIRE paraît la plus naturelle au premier abord et surtout la plus simple ; elle a l'avantage de n'avoir recours qu'à l'interprétation physique, tandis qu'avec BOVERI nous entrons tout de suite dans un ordre de considérations beaucoup plus lointaines.

Il est vrai, en effet, comme le fait remarquer GRÉGOIRE, qu'on ne se rend pas facilement compte de ce bourgeonnement rapide des chromosomes, pour former les liens latéraux. Cependant, j'aurai l'occasion de montrer ultérieurement qu'il est impossible de se faire une conception approfondie de la structure quiescente sans admettre la théorie pseudopodiale de BOVERI.

A mesure que les anses jumelles s'allongent, croît le nombre des anastomoses. Elles s'établissent au niveau des épaississements, ou, pour parler plus exactement, là où l'anse est restée d'un calibre plus fort en s'étirant. Ces anastomoses sont, comme l'a décrit GRÉGOIRE, plus larges au point où elles s'amorcent à deux chromosomes voisins et étirées dans leur portion médiane ; comme cela se passerait, si la substance chromosomique avait la consistance de la glu.

La formation des anastomoses était importante à considérer, parce que c'est, pour une partie, grâce à elles que l'on arrive à la compréhension de la structure rétiforme de l'état quiescent.

LA SUBDIVISION. — Mais une autre modification s'ajoute, qui opère parallèlement à l'étirement des anses et à l'acqui-

sition d'anastomoses. La substance de chaque anse-jumelle est le siège de modifications internes curieuses. Elle se creuse lentement, par suite de la pénétration de suc nucléaire à son intérieur. Au début, cela paraît s'opérer d'une façon irrégulière. Parfois, les petites cavités partielles confluent les unes avec les autres ; parfois aussi, les branches paraissent striées en travers, plus ou moins obliquement. Quoi qu'il en soit, *ce processus a pour résultat de découper la substance chromosomique en deux maigres filaments offrant un parallélisme hésitant*. Souvent même, le parallélisme est masqué, parce que le creusement et le partage se sont réalisés de telle façon que les moitiés longitudinales obtenues tournent l'une autour de l'autre, à la manière de deux spirales entrelacées et très rapprochées.

D'autres fois encore, le phénomène de creusement ne se manifeste pas d'une façon bien évidente ; les cavités se creusent, mais ne confluent pas. Quoique l'anse conserve son apparence moniliforme, elle a perdu son contour net et il est certain qu'elle est sur le point de subir à son tour cette division longitudinale en spirale.

Mais, alors même que les anses jumelles offrent cette différenciation, elles constituent toujours une succession régulière d'élargissements et de rétrécissements, elles présentent toujours la structure perlée qu'elles avaient acquise lors de leur allongement.

Avant d'aller plus loin, récapitulons brièvement ce qui précède :

1^o Nous avons vu que la couronne polaire comprenait 8 chromosomes déjà dédoublés, soit 8 paires d'anses encore étroitement rapprochées. C'est donc que la *division longitudinale* existait déjà au moment où les chromosomes passaient de l'anaphase à la télophase. A la télophase actuelle, la fente que présentent les 8 chromosomes ne fait que s'élargir, par suite du gonflement de la figure de tassement polaire ;

2^o Lorsque les 8 paires de chromosomes se sont détendues

et allongées, chaque moitié longitudinale subit aussitôt, pour son compte, les débuts d'une autre division longitudinale. *Il y a donc à ce moment, non seulement division des chromosomes, mais même subdivision.*

ORIENTATION DES ANSES DANS LE NOYAU. — Pendant que tous ces phénomènes préparatoires s'amorcent, il est certain que l'ensemble des chromosomes, dans cet état, peut et doit être considéré comme un véritable noyau. Le futur noyau quiescent n'est au fond que le résultat du gonflement progressif de la couronne polaire. L'orientation de celle-ci sera celle du noyau qui en dérivera, et l'on peut affirmer que les anses garderont, en plein état quiescent, la même disposition les unes par rapport aux autres que dans la couronne. L'architecture de celle-ci est aussi celle du noyau complètement développé.

A cela près, que les anses-jumelles préformées ont subi à leur tour les débuts de la division longitudinale, nul événement important n'est survenu pendant le gonflement ; même, il sera possible de reconnaître la disposition des anses jumelles par paires à l'intérieur du noyau. Elles restent accouplées, comme elles l'étaient déjà préalablement.

Les rapports des anses entre elles peuvent être précisés. Au début, l'une des branches de chaque anse occupe une position superficielle dans la couronne polaire, l'autre étant située plus à l'intérieur. Mais, par la suite, en même temps que l'anse s'allonge et s'égrène, la branche la plus interne est ramenée à la surface du noyau naissant. En sorte qu'elles paraissent à la limite entre le noyau et le cytoplasme sous la forme de côtes tendues régulièrement les unes auprès des autres, en donnant l'impression qu'elles soutiennent cette limite. Cet aspect caractérise surtout le flanc du noyau. Dans le champ antipolaire, au fur et à mesure que le noyau accroît son volume, les extrémités des branches subissent de légers déplacements qui altèrent dans une certaine mesure la régularité première. Ces extrémités chevauchent les unes sur les autres. Pareil

lement, dans la région polaire, les courbures se recouvrent en partie.

Entourant et baignant l'ensemble des chromosomes, tel qu'il vient d'être présenté, se trouve un liquide qui augmente rapidement, et dont l'accumulation autour des chromosomes détermine la formation en plein cytoplasme d'une véritable vacuole. C'est le suc nucléaire ou *enchylema* des auteurs. Il est réfringent, et demeure, en général, tout à fait incolore sous l'action des réactifs. Cependant, à ce stade, le jeune noyau, en dehors des anses et des anastomoses les plus évidentes offre une coloration particulière. Faut-il admettre que le suc nucléaire est assez épais pour présenter une sorte de réseau structural sidérophile, dont nous ne voyons pas le détail, mais dont l'image d'ensemble est seule accessible ? Ou bien, est-ce là le fait de tout un système de très fines anastomoses de substance chromosomique ? Il est difficile de répondre, parce que nous voici portés à la limite de la visibilité.

A mesure que la couronne polaire se développe en un noyau, le cytoplasme est repoussé par le suc nucléaire. Mais cela ne se fait pas d'une façon uniforme ; le contour du noyau n'est pas tout d'abord régulier. La limite entre suc nucléaire et cytoplasme figure au contraire une ligne sinueuse, tendue d'une branche chromosomique à une autre sur le pourtour du noyau. Ce qui détermine la production de saillies méridiennes, de côtes à la surface du noyau correspondant aux chromosomes. Dans cet état, le noyau a l'aspect fripé et dégonflé. Mais, en réalité, il est en train de devenir turgescent.

LA MEMBRANE NUCLÉAIRE. — Il est temps de se demander quels sont au juste les rapports du suc nucléaire avec le cytoplasme qui le contient. Il y a deux façons de concevoir la limitation du noyau :

1° On admet que les chromosomes gonflant à la télophase se transforment, chacun, en une vésicule limitée extérieurement par une lamelle de substance chromosomique appartenant au bâtonnet lui-même. Bientôt les vésicules augmentent

de volume et paraissent se souder. Le noyau, résultant de la confluence des diverses vésicules, serait donc finalement clôturé par une membrane de provenance chromosomique (VAN BENEDEN, VAN DER STRICHT, HENNEGUY).

2° Le noyau est dépourvu de membrane propre. Il est contenu dans une vacuole cytoplasmique sur le bord de laquelle le cytoplasme se condense peu à peu jusqu'à constitution d'une membrane véritable. Ainsi que l'exprime GRÉGOIRE, « la membrane du noyau ne différerait donc ni dans son origine, ni dans sa constitution d'une membrane vacuolaire quelconque. » (STRASBURGER, GRÉGOIRE, etc.)

Après la description que j'ai donnée de la reconstitution du noyau, il n'est pas douteux que je partage cette seconde opinion. A mes yeux, la couronne polaire est d'abord nue dans le cytoplasme, puis elle baigne bientôt dans une atmosphère liquide qui est le premier indice du suc nucléaire. Celui-ci, qui est soutiré ensuite au cytoplasme, vient s'ajouter à cette sécrétion. Le cytoplasme borde directement l'atmosphère liquide qui enveloppe entièrement la masse des chromosomes. Lorsque ceux-ci sont devenus de longs filaments moniliformes pourvus d'anastomoses latérales, ils sont en contact avec la limite cytoplasmique, ils circulent à sa face interne, et ils donnent ainsi l'illusion de lui appartenir. Je partage donc l'avis de RABL et de GRÉGOIRE sur l'achromaticité de la membrane nucléaire, dans la mesure où on entend, par là, lui refuser toute origine chromosomique.

ABSENCE DE SPIRÈME. — On a vivement discuté pour savoir si les anses-filles redonnaient un spirème continu à la télophase, ainsi qu'il est encore admis par les auteurs demeurés fidèles à la description de FLEMMING. On sait en quoi cela consiste : les chromosomes-filles, arrivés aux pôles se fusionnent par leurs extrémités libres. Il en résulte un filament pelotonné dit *peloton-fille*, analogue à celui qui se forme à la prophase et que FLEMMING appelait *peloton-mère*. VAN BENEDEN, RABL et BOVERI ont attaqué la formation de cette

figure dans les mitoses animales. GRÉGOIRE et son élève WYGAERTS (1904) ont montré qu'elle n'existe certainement pas dans les mitoses somatiques de *Trillium*. Son autre élève KOWALSKI (1904) nie également la formation d'un peloton-fille dans les cinèses somatiques de la Salamandre. Cela semble indiscutable dans le cas des figures où l'on aperçoit les extrémités libres subissant isolément toutes les transformations télophasiques. Tel est le cas bien connu et justement exploité de la reconstitution du noyau dans les blastomères de segmentation de l'œuf d'*Ascaris*.

En général, on a pu croire à la formation d'un peloton parce que l'on a été trompé par quelques apparences. Il se peut en effet que les extrémités des anses se mettent en continuité par suite d'une rencontre fortuite. D'autre part, très souvent, lorsque la liaison entre extrémités existe, elle ne se fait pas entre deux chromosomes, mais entre les deux extrémités d'un même chromosome ; ce n'est guère le moyen d'obtenir un spirème continu. Une autre cause d'illusion vient du fait suivant : à mesure que le noyau se dilate, il régularise son contour et tend vers la forme sphérique. Dans ce mouvement vers l'état de turgescence, les branches des anses dont la position est superficielle, sont entraînées vers le *gegenpolseite*, où elles convergent forcément et s'intriquent. Ainsi dans la figure 7, surtout dans la partie droite, on peut voir comment les anses recourbent leurs extrémités vers l'intérieur. Une telle disposition prête facilement à l'illusion ; on conçoit que si l'on a affaire à un noyau renfermant un nombre élevé de chromosomes, et si ceux-ci sont d'assez grande taille, il soit facile d'admettre que les anses se soudent pour la formation d'un spirème télophasique.

La figure 8 représente un jeune noyau vésiculeux en train de régulariser ses contours. Le bord est encore lobé et irrégulier, aussi bien dans le champ polaire que dans la région de l'antipole. Mais, à mesure que se fait l'accumulation de suc nucléaire, la tension s'élève et les concavités de la surface

disparaissent. Les chromosomes continuent de dessiner des côtes superficielles assez rigoureusement parallèles. Leur nombre semble bien être de 16 ; ils correspondent aux moitiés longitudinales primaires déjà indiquées dans la couronne polaire. Ce sont les mêmes anses filamenteuses dans lesquelles j'ai décrit le creusement de cavités irrégulières lié à une pénétration active du suc hyalin dans leur substance.

A ce stade, il n'est pas toujours commode de retrouver les traces de la subdivision. Elle est voilée en partie par suite de l'allongement considérable qu'ont subie les anses en devenant filamenteuses. Mais la disparition, ou plutôt la non-visibilité, est seulement partielle ; les branches présentent toutes un aspect particulier attestant qu'elles sont pénétrées et découpées par le liquide ambiant. La substance chromosomique y a perdu son homogénéité, et corrélativement, leur coloration est de moins en moins vive.

Mais, ce qu'il importe avant tout de signaler, c'est que l'ensemble du noyau a conservé la forme générale de la couronne polaire. Celle-ci était concavo-convexe, les chromosomes étant régulièrement orientés du champ polaire de cette couronne au champ opposé tourné vers l'équateur de l'ancienne figure mitotique. De bonne heure, elle manifestait la tendance à s'allonger dans le sens transversal. Lorsqu'elle gonfle et qu'elle se transforme en un jeune noyau vésiculeux d'apparence fripée, elle accuse cette tendance et acquiert rapidement une symétrie bilatérale. Aussi le jeune noyau ne se présente-t-il pas sous la forme d'un disque aplati. Il affecte au contraire la forme d'un biscuit plus long que large et encore concavo-convexe, à l'image de la couronne polaire dont il dérive directement. La figure 9 donne une idée assez exacte de la courbure d'un noyau à ce moment de son développement. Il ressemble à un boudin trapu, recourbé sur lui-même avec une sorte de hile prononcé et deux extrémités latérales en forme de mamelon. Dans le creux du hile se trouvent les vestiges du cône filamenteux complètement mêlé au cytoplasme.

LA GONOMÉRIE. — Cette figure montre, en outre, quelle représentation il convient de se faire de la disposition des 16 anses chromosomiques dans le noyau. Il apparaît clairement que ce dernier est composé de deux régions, dont chacune correspond à la moitié des chromosomes. On ne peut s'empêcher de voir dans ce bourrelet courbe la présence de deux noyaux constituants accolés l'un à l'autre, et renfermés dans la même enveloppe de cytoplasme. Au sommet de chaque mamelon latéral convergent les courbures de 4 paires d'anses filamenteuses dont les extrémités libres siègent dans le champ antipolaire. Il y a bien en cet endroit existence d'un centre idéal, autour duquel les courbures des anses se disposent en une sorte d'aster chromatique. Je propose d'appeler ce lieu du noyau sous le nom de *chromocentre*. Le champ polaire sera donc marqué par la présence de deux *chromocentres*, révélant, non seulement les grandes lignes de l'architecture nucléaire, mais aussi la véritable nature du noyau.

On sait qu'un noyau, dès lors toutefois qu'il renferme le nombre normal des chromosomes, est mixte. C'est-à-dire, qu'à l'image du premier noyau de segmentation, il est aussi formé d'un *nucleus* d'origine paternelle ne possédant que la moitié du nombre somatique, juxtaposé dans la même vacuole cytoplasmique à un *nucleus* d'origine maternelle, de même valeur numérique.

Or, durant le cours de la fécondation, au moment où les pronuclei sont le plus rapprochés l'un de l'autre, les chromosomes qu'ils renferment sont orientés comme dans un noyau ordinaire. Autrement dit, les pronuclei eux aussi présentent un champ polaire et un champ antipolaire. VAN BENEDEN avait mis en évidence, dès 1887, que lorsque les pronuclei se regardent l'un l'autre par leurs faces latérales, *les champs polaires sont dirigés d'un même côté vers les sphères attractives*.

Que, dans un pareil couple nucléaire, les membranes disparaissent dans la région où les pronuclei se touchent, et l'on obtient un noyau absolument identique à celui que je viens

de décrire. Il dérive de la *juxtaposition latérale* de deux noyaux réduits à $\frac{n}{2}$.

Un certain nombre d'observations ont été faites sur le mode de constitution du premier noyau de segmentation consécutif à la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule. Les plus intéressantes sont celles de RÜCKERT et de HÄCKER (1895) chez les Copépodes. Là, non seulement les pronuclei conservent leur individualité, c'est-à-dire, ainsi que VON BENEDEN (1887) l'a montré il y a longtemps pour l'*Ascaris*, demeurent à une certaine distance l'un de l'autre et ne réalisent pas la conjugaison, mais aussi les groupes de chromosomes paternels et maternels conservent leur indépendance au cours de la première mitose de segmentation, et même dans les générations ontogénétiques ultérieures.

Cette notion de l'indépendance des substances nucléaires paternelle et maternelle et qui se traduit par la *juxtaposition*, et non la *fusion* des substances chromosomiques d'origine sexuellement différente, remonte à VAN BENEDEN. Mais elle a surtout été développée par HÄCKER dans son hypothèse de la *gonométrie nucléaire*. A travers toute l'évolution individuelle, les substances chromosomiques paternelles et maternelles resteraient distinctes sous forme de deux lots de chromosomes répartis dans deux régions du noyau.

J'aurai plus d'une fois l'occasion de revenir sur cette théorie qui, en dépit du peu de preuves directes qu'on puisse apporter jusqu'à ce jour en sa faveur, me paraît fixer une des lois fondamentales du développement des êtres sexués.

La forme de noyau recourbée autour des vestiges fusoriaux de la mitose est bien connue. Cependant leur étude n'a pas été suffisamment approfondie parce que l'attention était surtout attirée par les transformations que subissent les vestiges de la sphère, du centrosome, etc., après la reformation de la vacuole nucléaire. Il était pourtant très intéressant de noter la situation des anses chromosomiques dans des noyaux en forme de fer à cheval comme ceux des grosses sper-

matogonies des Batraciens Urodèles. J'ai eu l'occasion d'examiner les stades de la mitose somatique chez la Salamandre. A la télophase, ainsi qu'à la fin de la prophase, les noyaux somatiques se présentent aussi sous la forme incurvée. J'ai pu m'assurer de la présence de deux centres de groupement des anses chromosomiques dans chacun. Au sommet de chacun des deux mamelons latéraux convergent les courbures de 12 anses chromosomiques.

Par la suite, le noyau continue à accroître son volume et bientôt la concavité polaire commence à diminuer. Tandis que la première action de l'accroissement avait eu pour résultat de développer surtout la région antipolaire, maintenant l'accroissement se fait uniformément. En conséquence, la turgescence gagne la face supérieure et le noyau paraît rabattre ses deux mamelons latéraux dans un plan horizontal. Bientôt même le champ polaire devient convexe à son tour, et le noyau tend de plus en plus à se rapprocher de la forme d'un ovoïde régulier.

Le noyau a désormais atteint la forme et la structure qui conviennent à sa période de nutrition, celle que désignent si improprement les termes de *repos nucléaire* et d'*état quiescent*. Dans le champ polaire convergent les sommets coudés des anses ; dans le champ antipolaire, les extrémités des branches se terminent librement. Les branches des anses, dont la position est superficielle, descendent sous la membrane nucléaire, du champ polaire jusque dans le champ opposé, à la manière de méridiens irréguliers. J'insiste sur cette orientation fondamentale, commune à tous les noyaux sans distinction.

Assez longtemps, les anses qui proviennent d'un chromosome somatique dédoublé à l'anaphase, possèdent, quoique déjà marquées par la structure moniliforme, un calibre uniforme. Le parallélisme entre leurs branches est encore remarquable, mais il s'altère rapidement. Comme elles continuent de s'allonger, les deux anses filamenteuses s'écartent de plus en plus, et cheminent à des profondeurs différentes dans le suc nucléaire. Bref, elles se comportent maintenant irrégulière-

ment l'une par rapport à l'autre, tandis que de fines anastomoses s'établissent entre elles. *Toutefois, elles ne cessent jamais de constituer un couple véritable, bien distinct, qui ne sort pas du territoire chromosomique qui lui appartient.* A ce moment, les anses moniliformes étirées de chaque couple se présentent sous l'aspect de lignes principales irrégulières, dont l'importance tranche nettement sur l'ensemble du fin réseau des anastomoses.

L'examen des figures 10, 11, 12 permet de suivre le développement ultérieur du noyau ainsi constitué. La figure 11 représente un noyau fille reconstitué qui a subi l'aplatissement polaire, mais qui n'a pas encore atteint la taille normale. Tandis que les branches des anses montrent les transformations précédemment décrites, il n'en est pas de même pour les courbures. A part l'allongement, elles sont restées, pour cette région, au stade de la couronne polaire. Des noyaux, ayant cette apparence, ont été décrits dans les télophases de *Batrachoseps*, par JANSSENS (1905).

Le noyau de la figure 10 est au contraire arrivé au terme de la différenciation chromosomique. Il est vu par le champ polaire, où les anses moniliformes étalent leur courbure considérablement allongée. Un petit grumeau fortement chromatique se trouve d'un côté du noyau, où il réunit les courbures de plusieurs anses filamenteuses. La place qu'il occupe correspond à la position de l'un des chromocentres. C'est un chromoplaste en train de se constituer aux dépens des anses qui correspondent au chromocentre de cette région du noyau.

Dans la figure 12, j'ai représenté un noyau accompli provenant de l'épiderme de l'autre face du tentacule de *Sabelaria*. Les cellules étant très élevées et étroites, le noyau s'est allongé considérablement; les branches des anses tournent en spirale autour du grand axe du noyau. Deux chromoplastes siègent dans la région des courbures des anses. Il est permis d'admettre que ces 2 chromoplastes correspondent aux chromocentres, sans que cette suggestion entraîne la certitude.

Prophase.

Le noyau a atteint la taille maxima. Toute la durée de l'état dit quiescent correspond en effet à la période d'accroissement pendant laquelle, non seulement la substance des chromosomes a doublé, mais encore la quantité de suc nucléaire. Aussi les noyaux dans cet état sont-ils toujours relativement clairs.

Le premier indice que le noyau est entré dans une phase nouvelle de son évolution est dû au fait que le trajet des chromosomes filamenteux se reconnaît facilement. Il serait impossible de prétendre désormais que le contenu figuré du noyau se présente sous la forme de grains disséminés irrégulièrement sur un substratum réticulé. Dès maintenant, de véritables cordons chromatiques se dessinent nettement qui s'irradient autour des chromoplastes quand il s'en est formé dans le champ polaire. Que se passe-t-il en réalité ?

On assiste purement et simplement à la concentration de la substance de chaque anse chromosomique. Les phénomènes se présentent avec des apparences tout à fait semblables à celle de la télophase. C'est alors qu'on se rend compte exactement du degré de différenciation atteint au cours de la reconstitution nucléaire, parce que les anses se reconcentrent sur place dans la disposition de l'état quiescent. Elles offrent un trajet irrégulier, sinueux ; elles ondulent dans la cavité du noyau où une bonne partie déjà des anastomoses a disparu. Bref, elles méritent bientôt la description accordée dans le schéma classique aux boucles du spirème continu prophasique. (Fig. 1.)

Fait important, les anses en train de reconcentrer leur substance présentent l'orientation et occupent la situation des V doubles que nous avons eues à considérer dans la couronne polaire.

Dans le détail, pour sortir de l'état quiescent, le processus

est très simple. Les grumeaux, les blocs de substance chromosomique disposés en séries linéaires qui représentent les anses, diminuent peu à peu de volume, cependant que les minces tractus de la même substance, qui vont d'un bloc à l'autre dans chaque série linéaire, se renforcent à leurs dépens. De plus, la substance des anastomoses rentre dans le corps du chromosome dont elles étaient issues ; ce qui amène rapidement la disparition de l'apparence de réseau. Les figures s'éclaircissent du même coup. Les anses présentent encore un aspect irrégulier et rugueux dû à leur disposition propre et aussi aux vestiges des anastomoses non encore complètement réintégrées. Puis, elles deviennent de plus en plus lisses en même temps qu'elles régularisent leur trajet. Il n'est pas rare déjà que des parties de filaments spirémateux offrent une homogénéisation complète de leur substance. Ils montrent alors, selon l'axe longitudinal, une mince bande claire qui correspond évidemment à la présence d'un liquide dans le milieu du chromosome. En d'autres termes, on distingue nettement l'existence d'une fente longitudinale : celle-ci représente la subdivision obtenue dans les anses à la télophase précédente.

En se contractant, les anses spirémateuses montreront de mieux en mieux cette fente dont les bords se précisent à mesure. La figure 2 montre les 8 paires d'anses primaires après le mouvement de reconcentration, après la rétraction de toutes les anastomoses. Le noyau, de grande taille, conserve une limite très précise. Le chromoplaste a disparu, il y a longtemps ; les chromocentres sont moins bien indiqués. Maintenant, les anses spirémateuses sont en train de se raccourcir activement. Au premier examen, une certaine confusion paraît régner dans cet ensemble de pelotons, et l'on conçoit jusqu'à un certain point que les premiers cytologistes aient cru à l'existence d'un spirème continu à ce stade. Mais on est vivement frappé par le fait que les anses se trouvent réparties *par paires*, dont les branches sont diversement enlacées. Ce noyau est vu par le champ polaire ; c'est dans cette région

que siègent les courbures des anses ; dans la région de l'antipode les anses se terminent librement.

GEMINI ET DYADES HOMÉOTYPIQUES. — Le fait que dès le début de la prophase homéotypique, les chromosomes se présentent sous forme de *couples d'anses* doit être signalé tout spécialement. Je propose d'en souligner l'importance, en désignant chaque paire soit du nom de *dyade*, soit du nom de *gemin*i créé par FARMER pour un usage beaucoup plus restreint : il y aurait maintenant des *gemin*i, des *dyades homéotypiques*, de même qu'à la prophase de la première mitose maturative existent des *gemin*i, des *dyades hétérotypiques*.

Les anses épaissies continuent à se raccourcir ; elles perdent l'allure sinueuse, à mesure qu'elles épaississent leur calibre ; et bientôt, elles apparaissent telles que je les ai dessinées dans la figure 3, où elles sont en train d'acquérir la forme trapue qui rendra possible le déclanchement de la mitose.

Ce qu'on remarque le plus, c'est que chacune d'elles présente indubitablement une mince fente qui court sur toute sa longueur, et la clive en deux moitiés longitudinales. Ainsi l'on arrive à la constatation paradoxale que les moitiés longitudinales sont déjà elles-mêmes dédoublées au moment où elles vont se séparer l'une de l'autre.

Huit paires de gemini homéotypiques existent, à la fin de la prophase des mitoses somatiques de SABELLARIA, qui représentent $8 \times 2 \times 2$ chromosomes individualisés.

La disposition des anses dans le noyau, toujours turgescent, est encore curieuse à un autre point de vue. Elles réalisent deux groupements latéraux de 8 anses clivées qui n'ont pas atteint encore leur maximum de contraction. Dans chaque groupe, les courbures des anses sont tournées vers le même endroit qui correspond à l'un des chromocentres du champ polaire. La distinction entre les deux groupes est très marquée dans cette figure 3. C'est la raison qui l'a fait choisir entre plusieurs autres pour la représentation. Dans la majo-

rité des cas, la caractéristique, quoique très apparente, est un peu moins affirmée.

Bientôt, les anses unifient définitivement leurs contours qui deviennent parfaitement lisses. La fente longitudinale est plus vive encore, et il arrive de découvrir des écartements prononcés entre les 2 bandes constituanes (fig. 4). Telles que les anses se présentent, il semble naturel, sinon nécessaire, que chacune d'elles doive se dissocier, dès maintenant, en ses deux moitiés préformées. Or, c'est là ce qui abuse l'observateur rapide.

Voici quels sont les faits :

1° Autour de chaque chromocentre se trouvent 4 couples d'anses subdivisées. En se contractant, leurs extrémités abandonnent la région antipolaire, tandis que, dans la région polaire, les sommets des anses ont, à peu de chose près, conservé la position ancienne ;

2° Les deux groupes chromocentriques se rapprochent. Par suite de ce rapprochement, certaines anses ont leurs branches situées parallèlement au futur grand axe de la mitose et leurs extrémités tournées vers les pôles futurs. La membrane du noyau a disparu depuis longtemps. L'ensemble des chromosomes constitue une plaque équatoriale très irrégulière et très semblable à celles qui ont été décrites par JANSSENS à l'équateur des secondes mitoses maturatives (*Aplysia* (1904), *Alytes* ♀ (1909), par BONNEVIE (1908) et par moi (1911), dans les mitoses somatiques d'*Allium cepa*.

3° Puis la figure se complique du fait que, dans chaque couple de moitiés primaires, l'une commence à remonter vers un pôle, l'autre vers le pôle opposé. Alors, s'ébauche un double mouvement dans lequel les sommets des anses sont entraînés les premiers, pendant que les extrémités des branches s'intriquent les unes les autres.

C'est ainsi que l'on arrive à l'anaphase de la figure 5. Son intérêt consiste surtout en ce qu'elle montre de façon tout à fait remarquable, que les anses du *dyaster* sont groupées par

couples. Au cours du mouvement ascensionnel, les moitiés secondaires se sont comme individualisées, et, désormais que le phénomène essentiel de la mitose est accompli, elles méritent le nom de moitiés primaires destinées à la prochaine division cellulaire. De chaque côté du plan équatorial, se trouvent 8 paires d'anses qui indiquent le nombre somatique de *Sabellaria*.

A la métaphase, les anses s'étaient considérablement contractées; à l'anaphase, elles s'allongent; mais, à mesure qu'elles approchent du pôle, elles se contractent de nouveau jusqu'à la formation de la figure de *tassement polaire*. Alors, dans chaque couple, les anses sont reserrées étroitement; on obtient des aspects qui ont été reproduits dans la figure 6. Le cycle de la mitose homéotypique chez *SABELLARIA* est ainsi fermé.

B. DANS LES SPERMATOGONIES DE *SABELLARIA*

Pl. II, fig. 13-19, pl. III, fig. 20-33.

LE TESTICULE. — Comme chez le plus grand nombre des Annélides Polychètes, les testicules se développent directement sur un vaisseau sanguin.

C'est le vaisseau anastomotique latéro-ventral de la branchie qui, chez l'Hermelle, donne les spermatogonies primordiales aux dépens de la couche péritonéale qui lui sert de membrane. On pourra se reporter à la figure anatomique (fig. 28. Pl. 26), donnée par E. MEYER (1887) pour se rendre compte de la position de ce vaisseau génital. Il est issu, dans la région neurale, du vaisseau ventral et il circule d'un côté ou de l'autre de l'intestin, dans l'intervalle hœmocœlien de chaque disséplement abdominal. Mais il ne fournit pas des éléments reproducteurs sur toute la longueur de son trajet. Au contraire, le développement de la petite glande compacte qu'est le testicule est en réalité assez réduit et correspond à une partie

seulement du parcours du vaisseau entre les deux lames dissépinementaires. D'une façon approximative, on peut dire que, seule, la portion horizontale de ce vaisseau, depuis sa sortie du vaisseau longitudinal ventral jusqu'à l'espace compris entre la masse musculaire dorsale et la ventrale, fournit la grappe des spermatogonies. Aussi, quoique le testicule, dans chaque moitié de somite, soit une production de la face postérieure du dissépiment, il s'en faut que toute la surface de ce dernier serve d'insertion à la glande testiculaire.

L'organisation de celle-ci est fort simple. C'est une masse cellulaire comprenant, tout au plus, une dizaine de rangées de grosses cellules. A l'intérieur de ce groupement, le vaisseau sanguin envoie un certain nombre de courts prolongements eux-mêmes vaguement digités, et dont les extrémités se terminent en culs-de-sac.

La figure 13, représentant une section frontale à travers le testicule, montre sa situation sur le vaisseau, à la face postérieure du dissépiment. La face antérieure, qui appartient au somite précédent, présente une partie du pavillon vibratile constitué par un épithélium vibratile, dans cette région, fort peu élevé.

La situation privilégiée des éléments spermatogoniaux qui sont fixés sur le vaisseau testiculaire a déterminé une croissance continue de ces mêmes éléments qui offrent des dimensions considérables, eu égard à la taille des cellules ordinaires. Le cytoplasme est peu abondant, clair, finement granuleux ; le noyau est remarquablement turgescent et rempli d'un suc nucléaire très pur et très abondant. Très souvent, la couche de cytoplasme qui sépare le noyau, du sang, est réduite à une bande très étroite dans les coupes. Il est manifeste que dans ces éléments la nutrition se fait surtout pour le noyau, et non pour le cytoplasme. On a l'impression que le noyau participe directement à sa nourriture, sans l'intervention du cytoplasme qui serait un intermédiaire passif.

J'ai essayé d'autre part de savoir s'il existe réellement

une membrane de séparation entre le cytoplasme et le sang. Mais l'étude des membranes animales est délicate à aborder. Sans vouloir nier sa réalité objective dans le cas présent, je dois dire que je n'ai pu me convaincre de son existence. Il y a, en tous cas, un plan de séparation bien tranché entre le plasma de la cellule et celui du liquide sanguin.

Dès le premier examen du testicule, on remarque qu'il présente deux zones légèrement différentes à certains égards, quoique d'épaisseur à peu près égale. L'une est plus claire, l'autre plus foncée. Tandis que les éléments les plus rapprochés du vaisseau sanguin apparaissent avec un noyau riche en suc nucléaire transparent et un contenu chromosomique très précis, les cellules les plus éloignées du vaisseau possèdent au contraire un noyau qui retient énergiquement le colorant, et dont la structure est voisine de celle de l'état quiescent. On trouvera, dans la figure 13, l'expression de cette opposition entre la zone claire et la zone foncée du testicule. Je montrerai plus loin qu'on a là affaire, non à deux espèces d'éléments différents, mais simplement à deux états nucléaires successifs.

Je ne puis mieux faire maintenant, pour la narration des mitoses spermatogoniales que de donner, pour chaque figure de la sériation que j'ai obtenue, une courte description qui lui servira de légende.

Les Spermatogonies.

Fig. 14. — En général, les noyaux situés tout contre le vaisseau sanguin sont à ce stade qui correspond, au point de vue de la structure chromosomique, à une télophase.

Le noyau est vu du champ polaire. On découvre dans sa cavité un certain nombre de longues bandes chromatiques qui ont retenu le colorant à l'exclusion du reste du noyau. Elles descendent régulièrement du champ polaire dans la région opposée à la manière de méridiens. Les courbures des

anses sont toutes disposées dans le champ polaire, les deux branches de chacune sont situées à la face interne de la membrane nucléaire. Ce noyau a été effleuré par le rasoir dans la région du champ polaire, ce qui a déterminé une large ouverture permettant de reconnaître que la cavité est entièrement libre et ne peut être remplie que par un suc incolore.

Le champ polaire présente une masse chromatique importante qui retient et agglutine les sommets d'un certain nombre d'anses. Une autre masse identique, dont la position était également excentrique, existait dans le champ polaire avant que ce dernier fût atteint par le rasoir. Les noyaux voisins présentent régulièrement deux magmas chromatiques semblables. Avec JANSSENS (1905) je les désignerai sous le nom de *chromoplastes*. Chacun occupe vraisemblablement l'emplacement d'un chromocentre. On peut s'assurer en relevant soigneusement des dessins à la chambre claire et en maniant la vis micrométrique à volonté qu'un nombre égal, ou sensiblement égal, d'anses correspond à chaque chromoplaste.

L'aspect des bandes lui-même est très curieux. Elles n'affectent plus la forme pleine et homogène ordinaire des chromosomes. Elles sont en pleine période de transformation qui se manifeste par la présence de cavités irrégulières à l'intérieur du chromosome. Ce creusement semble dû, partie au suc que renfermaient les chromosomes et qui devient libre, partie à l'action du suc nucléaire ambiant.

Fig. 15. — Parfois, les bandes chromosomiques ne sont pas étroitement accolées sous la membrane nucléaire ; elles présentent un parcours sinueux et beaucoup plus libre, quoique toujours à la périphérie du noyau. Elles possèdent toujours une remarquable indépendance entre elles. Le noyau de cette figure paraît ainsi dépourvu de la régularité ordinaire. Les tronçons des bandes affectent un désordre apparent. C'est que ce noyau est examiné de côté, et que la figure 15 représente seulement une coupe optique passant sous la membrane, au niveau où circulent librement les anses sinueuses.

Cette figure a l'avantage de montrer comment, lorsque les noyaux sont ainsi vus par le flanc, ou bien lorsque la calotte du *Polfeld* avec ses chromoplastes est enlevée, l'on peut être induit à admettre l'existence soit d'un spirème, soit de la non-orientation des anses.

Fig. 16. — Nous faisons un pas de plus dans la différenciation des chromosomes. J'ai choisi à dessein un noyau où l'orientation est aussi bien marquée que dans celui de la figure 4. La description donnée pour ce dernier est donc valable ici, sauf sur un point : *le creusement, en apparence irrégulier des bandes chromosomiques, a abouti à la division longitudinale.*

La formation compliquée de cavités séparées par des membranules dans l'intérieur du chromosome n'était en somme que le prélude de son dédoublement. Aux dépens des branches se sont formés deux filaments plus ou moins enroulés l'un autour de l'autre, à la manière de deux spirales conjuguées. Puis, par suite de l'allongement, chaque spirale se déroule, se redresse, et bientôt, les moitiés longitudinales formées apparaissent, en maint endroit de leur parcours, sous la forme de deux filaments parallèles moniliformes.

Fig. 17. — Les moitiés longitudinales ainsi formées s'individualisent progressivement, chacune pour son compte. Mais chaque couple est très étroitement indiqué. Un parallélisme régulier persiste entre les anses jumelles ; le noyau conserve en somme sa régularité et sa clarté premières.

Un double mouvement s'accuse alors à l'intérieur du noyau :

1° On assiste à l'allongement des anses filamenteuses toujours appariées, ce qui détermine l'étirement de leur substance, et leur transformation en filaments plus minces et d'une allure moniliforme plus accusée ;

2° Les anses dont le point d'insertion, si on peut dire, siège toujours dans le champ polaire prennent un trajet irrégulier l'une par rapport à l'autre. Les branches ne circulent plus au même niveau, mais à des profondeurs différentes.

Elles chevauchent l'une sur l'autre dans chaque couple. Les anastomoses suivent ces mouvements, s'étirent ou se raccourcissent. L'ensemble du noyau se complique ainsi graduellement, et tend vers la structure rétifforme qui le caractérise au repos. Mais cette complication, il convient de le faire remarquer, n'entraîne nullement le désordre et la confusion. A travers les allongements, les étirements et les changements de position des branches, les couples d'anses ont conservé leur réalité. Leur parallélisme, pour avoir perdu de sa régularité, n'en persiste pas moins dans ses grandes lignes.

Désormais, nous entrons dans la zone foncée et la plus externe du testicule. Les noyaux paraissent s'obscurcir, mais cela est dû à la différenciation chromosomique que je viens de décrire.

Le noyau est vu d'un côté seulement du champ polaire ; un seul chromoplaste a été dessiné.

Fig. 18. — Le champ polaire est représenté en entier. Deux volumineux chromoplastes se sont formés aux chromocentres. Remarquons combien un tel noyau donne une image plus sombre qu'un autre noyau situé au voisinage du vaisseau sanguin. La différenciation des chromosomes est ici presque achevée. Chaque moitié a acquis une physionomie nouvelle : la plus grande partie de la substance chromosomique se concentre en certains points du trajet du filament, sous la forme de blocs chromatiques irréguliers. Le filament est alors représenté par une série linéaire irrégulière de masses anguleuses reliées les unes aux autres par des tractus amincis de la même substance.

Mais la disposition générale des anses est restée la même. Les deux chromoplastes paraissent maintenant plus nettement individualisés. C'est que les anses chromosomiques, qui participent à leur composition, ne sont plus reliées à eux que par des tractus déliés de substance chromosomique. Parfois même, ces tractus peuvent être si délicats que les chromoplastes paraissent libres de toute connexion avec les chro-

mosomes. Cela détermine, autour des deux volumineuses masses chromatiques, un espace aréolaire qui s'oppose au reste coloré du noyau.

Fig. 19. — Les moitiés sont de minces filaments très visibles sur le fond parfaitement clair du suc nucléaire. On peut se faire une idée précise de l'espèce de parallélisme qui existe entre les moitiés longitudinales des bandes chromosomiques de la figure 4. Ces moitiés sont très indépendantes entre elles et cependant elles ne cessent pas de constituer des couples véritables.

Tel est l'état quiescent du noyau lorsque les spermatogonies se détachent de la grappe testiculaire et tombent dans le liquide coelomique.

Fig. 20. — Les spermatogonies tombent dans le coelome et dès lors, le processus d'écartement, d'allongement et aussi d'amincissement des moitiés longitudinales s'accroît. Deux faits remarquables se produisent : la décoloration des moitiés filamenteuses, et la coloration plus intense du reste du noyau.

La coloration que prend le noyau en dehors des filaments chromosomiques s'explique selon moi de la façon suivante. La substance chromosomique, dont le pouvoir filamenteux est très élevé, se répand en formant des trabécules nombreuses et ténues qui se ramifient, se rencontrent et se soudent, et finalement déterminent la formation de mailles en nombre si élevé que le suc nucléaire paraît se colorer. Ces anastomoses et ces mailles ne sont pas visibles ici, même avec les grossissements les plus puissants, mais leur existence serait certainement décelée par des objectifs plus perfectionnés.

Nous avons atteint le terme extrême de la différenciation chromosomique. C'est ici que les chromosomes semblent se prêter le plus à la théorie de la disparition, du mélange, du fusionnement, etc. Il faut ajouter que si la décoloration est trop poussée et si l'éclairage n'est pas suffisant, on a l'impression d'une désorganisation complète de l'ensemble des chromosomes. Peu d'auteurs ont, je crois, poussé la description

du noyau aussi loin que je viens de le faire. Avant même d'atteindre ce stade, la plupart sont convaincus de la non-persistance. Et cependant, on ne peut nier la ressemblance structurale entre cette figure et les précédentes. Ma conviction est que les chromosomes persistent au sein du noyau quiescent le plus différencié sous la forme d'un filament principal qui correspond à l'axe de ces derniers.

La figure 20 montre deux chromoplastes de très inégale importance. L'un a conservé la taille normale ; l'autre est, en partie, disparu. Sa substance s'est répandue de la façon suivante : ce qui appartenait à chaque anse et qui entraînait dans sa constitution, a été repris et s'est réparti sous forme de fin réseau ultramicroscopique.

Fig. 21. — Combien de temps le noyau demeure-t-il dans cet état ? Il n'est guère possible de répondre à cette question. La fin de ce stade est annoncé par une rétraction générale du système des plus fines anastomoses, celles qui déterminaient la chromatocité du liquide cavitair. Le noyau recouvre bientôt sa clarté première ; en même temps, la substance de chaque moitié longitudinale *se retire*, provoquant la reconcentration de cette substance le long des lignes principales.

La figure 21 montre un noyau qui est le siège de ces transformations, *régressives* par rapport au phénomène de différenciation chromosomique lui-même ; mais *progressives*, si l'on tient compte que cela correspond au début d'une nouvelle mitose. Le parallélisme des moitiés s'y montre d'une façon frappante ; chaque série linéaire est extrêmement irrégulière et chargée d'épines. Nous sommes loin d'avoir affaire à des suites de grains de même grosseur, telles qu'en montrent les dessins schématisés de beaucoup d'auteurs. Les pleins et les déliés sont loin de se succéder harmonieusement. Si les aspérités se répètent fidèlement d'un filament accouplé à son voisin, c'est que les causes mécaniques qui agissent sur eux en ce moment sont identiques.

Fig. 22. — Un certain nombre d'anastomoses persistent,

mais la majorité a été réincorporée aux chromosomes. Les moitiés se dessinent très nettement, conservant l'aspect moniliforme général. Leur parallélisme est bien indiqué, et la chose est d'autant plus visible que, désormais, les moitiés formées il y a longtemps, se rapprochent dans chaque paire, au fur et à mesure que se poursuit la reconcentration.

Les anses sont réparties autour de deux chromoplastes en train de pâlir ; ils sont déjà fortement entaillés et leur existence est menacée. Dans certains cas, il est possible de suivre, à l'intérieur même du chromoplaste, les courbures des anses qui s'individualisent.

Fig. 23. — Elle montre un nouvel aspect de la reconcentration. Le noyau est vu latéralement ; le champ polaire étant indiqué par la position des chromoplastes. La plupart des anastomoses ont disparu. Les deux moitiés sont déjà complètement rapprochées dans certaines anses, laissant entre elles un intervalle rempli d'une substance achromatique ; cet intervalle correspond à la *subdivision* chromosomique.

Fig. 24. — Les courbures des anses sont toutes représentées. La concentration est achevée et nous assistons maintenant au raccourcissement qui précède la disparition de la membrane nucléaire. Les anses se présentent par paires et chacune montre l'indice affaibli d'une subdivision.

Fig. 25. — Le raccourcissement est terminé, la membrane nucléaire disparue. C'est l'achèvement de la prophase ; les anses disposées par paires montrent, à la faveur du raccourcissement violent, qu'elles sont constituées de deux moitiés secondaires accolées.

La suite de la mitose donne naissance à des cellules-filles qui appartiennent à la seconde génération des spermatogonies. Je ne décrirai pas ici l'anaphase, ni le début de la télophase.

Fig. 26. — Elle montre l'apparition de la subdivision dans les chromosomes groupés par couples et la formation des premières anastomoses.

Fig. 27. — Deux spermatogonies de la seconde génération

sont encore réunies par un mince pédicule, et l'on surprend les vestiges du fuseau plus ou moins retourné déjà au cytoplasme fondamental. Par suite des mouvements télékinétiques, les chromoplastes sont visibles du même côté dans les deux cellules-filles. Dans la spermatogonie de droite, le rasoir a enlevé une partie de l'un d'eux.

Cette figure montre assez fidèlement les aspects téléphasiques que prennent les chromosomes. On peut croire que les creusements de la substance chromosomique sont dus à l'action de liquides ; ou bien, admettre que l'on est en présence d'une substance vivante, semi-fluide, qui commence à circuler et à se ramifier finement. Chaque anse est déjà dédoublée, il y a deux courants parallèles de la substance chromosomique qui ne se fusionnent pas, s'ils se rencontrent.

Ces bandes doubles descendent en se coudant un certain nombre de fois sous la membrane ; déjà, les anastomoses ont envahi le suc nucléaire.

Fig. 28. — Les deux spermatogonies se trouvaient juxtaposées ainsi dans la préparation. Elles ne se sont pas au même stade de la différenciation. Dans celle de droite, on voit deux chromoplastes. Chaque moitié secondaire s'est transformée en une série linéaire de blocs chromatiques reliés par des parties plus minces qui ne diffèrent guère en épaisseur des anastomoses latérales. Dans celle de gauche, il y a eu résolution des blocs, multiplication des anastomoses et le suc nucléaire a commencé de retenir le colorant (du moins en apparence), pendant que les anses ont perdu en importance et en colorabilité. A remarquer qu'il ne s'est formé qu'un seul chromoplaste au champ polaire, il est du reste deux fois plus volumineux qu'un chromoplaste ordinaire.

Fig. 29. — La spermatogonie de la 2^e génération ici représentée rappelle de très près le degré de différenciation chromosomique de la figure 20, et mériterait la même description.

Fig. 30. — La différenciation est poussée moins loin. Cette figure doit mettre en défiance sur les services que peuvent

rendre les chromoplastes pour l'indication de la gonométrie. En effet, le chromoplaste ici dessiné, de forme irrégulière, paraît devoir à la fois son existence à des chromosomes paternels et à des chromosomes maternels. Des anses sont restées libres sur les côtés. Cet exemple est assez rare, mais il convient d'en prendre note, afin de ne pas tomber dans l'erreur d'une généralisation outrancière. Je pense que, dans la majorité des cas, le *chromoplaste* est en relation avec un *chromocentre* ; mais, outre que les chromoplastes peuvent ne pas exister du tout, il ne faut pas attribuer une signification morphologique trop importante à leur situation.

Fig. 31. — Elle représente un stade voisin, mais il y a eu ici disparition d'un chromoplaste ou bien il ne s'en est formé qu'un seul. De toutes façons, j'ai pu m'assurer que le noyau satisfaisait aux preuves morphologiques de l'hypothèse de la gonométrie :

1^o Un seul chromoplaste, il est excentrique ;

2^o Il correspond à la moitié des anses seulement ;

3^o Dans l'autre région latérale du noyau, les courbures des anses sont manifestement plus colorées que les branches, mieux conservées. La place du chromocentre est bien indiquée.

Fig. 32. — Avec cette figure, nous retombons dans le cas de la figure 23. La concentration prophasique est en pleine activité ; bientôt une nouvelle mitose aura lieu qui donnera les spermatogonies de la troisième génération.

C. DANS LES SPERMATOGONIES DE *FASCIOLA HEPATICAL*.

Pl. XI, fig. 156 à 163.

On décrit souvent la couche épithéliale testiculaire comme étant continue ; j'ai remarqué au contraire qu'elle présente un grand nombre d'interruptions. L'épithélium glandulaire paraît être plutôt disposé selon des plages constituées de deux ou trois couches de cellules, aux endroits où la prolifération

se fait le plus activement. Le nombre des spermatogonies en mitose est toujours assez élevé ; malheureusement les éléments sont d'assez petite taille, et l'étude n'en est pas très commode.

Après la longue description que j'ai donnée à propos de *Sabellaria*, je puis me dispenser d'entrer dans les détails chez ce Trématode. Du reste, je dois dire dès à présent que ce nouveau chapitre corrobore entièrement les conclusions des chapitres précédents.

La figure 156 représente deux noyaux jumeaux, peu de temps après leur reconstitution aux dépens des chromosomes anaphasiques. Ceux-ci ont subi, à la télophase, l'écartement de leurs moitiés longitudinales préformées et maintenant ces moitiés primaires se sont dédoublées à leur tour aux cours des transformations qui caractérisent la télophase. Les moitiés primaires apparaissent sous la forme de paires d'anses filamenteuses de structure moniliforme qui semblent être en conjugaison. Les deux noyaux sont vus par leur champ polaire ; la chose est possible grâce au mouvement télokinétique que subissent, dans une mitose, les noyaux-filles pendant leur reconstitution à la télophase. Ce mouvement a, en effet, pour résultat de tourner les deux champs polaires du même côté. Il ne s'est encore formé qu'un seul chromoplaste qui intéresse une moitié seulement des anses du noyau. Le cloisonnement du cytoplasme est à peine indiqué ; on peut juger de la position de la cellule-mère, fixée directement à la membrane testiculaire qui n'est pas distincte des fibres spongioplasmiques du parenchyme général entourant le testicule.

A ce stade, on peut essayer d'établir le nombre des chromosomes, mais il est difficile de le faire d'une façon certaine. Quoi qu'il en soit, au premier examen, il est clair que les noyaux de la Grande-Douve renferment au moins autant de chromosomes que ceux de *Sabellaria* ; il est même plus que probable que le nombre des anses est ici plus élevé que chez cette annélide.

Lorsque le noyau est arrivé à l'état quiescent (fig. 157), il offre une grande régularité de structure. Les anses filamenteuses ont plus qu'ailleurs l'aspect moniliforme ; elles sont constituées de séries linéaires de renflements très nombreux reliés les uns aux autres par de très minces tractus, de la même substance que les parties épaisses. Lorsque la décoloration a été poussée trop loin, un pareil noyau ne paraît renfermer qu'une grande quantité de granules chromatiques indépendants. Il serait alors qualifié par les auteurs de *noyau pousséroïde*, etc... Or, je revendique hautement pour lui le fait que les chromosomes n'y ont pas perdu leur individualité. Comme j'ai eu souvent l'occasion de le faire remarquer, on se trouve ici en présence de chromosomes ayant subi la subdivision longitudinale et qui se sont allongés considérablement dans la vacuole nucléaire. Les testicules présentent un grand nombre de noyaux à ce stade où les anses sont très finement indiquées et qui exigent une attention délicate (fig. 173 et 174).

Parfois, le noyau des spermatogonies se présente cependant avec moins de netteté structurale que précédemment. Alors les anses filamenteuses montrent moins clairement la structure moniliforme ; leur trace est plus continue, quoique moins précise ; le suc nucléaire retient beaucoup plus le colorant, et d'autant plus que les chromosomes sont moins vigoureusement indiqués (fig. 158).

La différenciation des éléments chromosomiques ne va pas plus loin, mais cet état peut durer sans doute très longtemps. Dans d'autres noyaux voisins, on découvre les premières indications du phénomène suivant : les anses filamenteuses redeviennent soudain plus visibles ; en même temps elles se rapprochent deux à deux, puis se soudent (fig. 159). Alors le noyau (fig. 160) est rempli d'anses spirémateuses dont le calibre se régularise rapidement ; le suc nucléaire redevient clair et l'ensemble des anses se dégage avec une netteté croissante.

Le processus de concentration s'accélère, et dans le champ

polaire, les courbures des anses se dessinent avec une remarquable précision. Un essai de numération dans cette région, et à ce stade, montre que le nombre des anses est élevé ; il peut aller certainement jusqu'à 20. On peut voir que ces anses sont disposées par paires assez régulièrement, et cela devient plus évident à mesure que le processus de concentration s'accroît. Le noyau renfermerait donc 10 couples d'anses, dont chacune présente les traces de sa formation aux dépens de deux moitiés secondaires filamenteuses de l'état quiescent, c'est-à-dire une mince fente qui, du reste, n'est pas toujours bien visible à ce stade.

Les anses se raccourcissent maintenant activement, et, bien que la substance chromosomique se condense à mesure, elles gagnent en épaisseur ce qu'elles perdent en longueur. Les anastomoses ont disparu et tandis que le raccourcissement continue, la membrane nucléaire disparaît. Alors, par suite de la contraction énergétique que subit chaque anse, on s'aperçoit que chacune est dédoublée radicalement. La fente vive que l'anse présente en ce moment n'est autre que l'expression de la *subdivision chromosomique* apparue à la télophase précédente.

La figure 163 correspond à la métaphase et montre une vingtaine de bâtonnets plus ou moins recourbés qui sont les moitiés primaires destinées à la mitose actuelle. En somme, on ne trouve pas de couronne équatoriale typique ; moins encore que chez *Sabellaria*, il m'a été possible de faire une distinction entre la fin de la prophase, la métaphase et le début de l'anaphase. Le fuseau est très peu développé et la métaphase consiste en un simple glissement des anses clivées dans deux directions opposées.

A l'anaphase, 10 paires d'anses remontent vers chaque pôle. J'ai pu faire assez aisément la numération au moment où les anses s'allongent à ce stade, et où les paires se dilatent. Mais, un peu plus tard, il est impossible de se livrer à aucun calcul sérieux.

Discussion

A. LES TRANSFORMATIONS TÉLOPHASIQUES

En dépit de l'apparence, une discussion sur les mitoses homéotypiques, envisagées comme je l'ai fait ici, c'est-à-dire comme caractérisant les mitoses somatiques, peut et doit se ramener à une discussion sur l'état quiescent du noyau. Il est impossible, selon moi, de faire la narration de la façon dont le noyau se reconstitue à la télophase et de décrire comment il disparaît à la prophase, sans traiter du même coup, et à fond, les points essentiels de la mitose ordinaire.

Or, la structure du noyau au repos est maintenant encore fort mal connue. Cela tient aux raisons suivantes : 1^o La difficulté particulière que présente l'examen des noyaux quiescents ; 2^o Les cytologistes d'il y a vingt-cinq ans n'étaient pas pourvus d'objectifs assez puissants. Or, c'est précisément à cette époque que l'on s'est intéressé le plus à l'étude morphologique du noyau. Par la suite, du moins jusqu'en 1900, on a déserté, semble-t-il, ces questions de cytologie générale ; 3^o La majorité des auteurs, surtout les premiers cytologistes, ont traité de la nature du noyau et fait sa description tout à fait en dehors de la mitose. Dans les meilleurs traités, le chapitre de la constitution du noyau vient dans la première partie, celui de la mitose dans la dernière.

Dans la réalité, pourtant, l'état dit quiescent ne se peut expliquer et comprendre qu'en qualité de stade mitotique.

Si évident que cela paraisse, il s'en faut qu'une pareille opinion soit répandue, même aujourd'hui, chez les cytologistes. Même ceux qui ont apporté, à l'étude du noyau au repos, la méthode nécessaire, c'est-à-dire qui ont commencé leur description à partir du tassement polaire, ou même de l'anaphase, ont passé selon moi, à côté de la véritable interprétation. En tous cas, la leur rappelle encore à trop d'égards, l'indétermination du schéma classique en cet endroit.

Parmi les cytologistes qui, directement ou incidemment, ont fourni leur opinion à ce sujet, il convient d'établir les deux catégories suivantes :

A. — Les chromosomes de l'anaphase, à qui il convient cependant d'accorder à chacun l'individualité à ce moment, perdent *aussitôt* cette individualité, lors de la reconstitution du noyau. Dans le noyau au repos, aucun détail, aucune orientation qui permette de reconnaître les éléments aux dépens desquels il s'est formé. Tout ce que l'on peut dire, c'est que les chromosomes sont potentiellement contenus dans la structure quiescente. Lorsqu'un noyau se prépare à la division, il *reconstitue* des chromosomes et ceux-ci sont complètement différents de ceux de la télophase.

Dans les chapitres qui vont suivre, je laisserai complètement de côté cette thèse de la non-persistance. Aussi bien est-elle extrêmement simple, puisqu'elle se ramène à la négation. Elle s'accorde toujours facilement avec les observations les plus superficielles, comme avec les préparations les moins satisfaisantes.

B. — Les chromosomes persistent à travers la période quiescente, en tant qu'individualités morphologiques.

Le premier auteur qui se soit déclaré partisan de la continuité chromosomique à l'état quiescent est RABL (1884). Dans ses recherches sur les cellules de *Proteus*, sur les cellules épidermiques et les glandes cutanées du *Triton cristatus*, il conclut que les chromosomes ne perdent pas leur individualité à la fin de la division et qu'ils persistent dans le reticulum chromatique. « Il admet dans le noyau un réseau chromatique et un suc nucléaire interposé. Mais la disposition et surtout la finesse de ce réseau peuvent être fort variables selon la nature des cellules. Dans les cellules épidermiques, le réseau peut être très fin, tandis que dans celles du tissu musculaire ou du tissu conjonctif, il présente des mailles beaucoup plus lâches et plus grossières. Se basant sur ce fait que, pendant les premiers stades de la division du noyau et ceux de la reconstitution

des noyaux-filles, l'élément chromatique se présente sous la forme d'un filament pelotonné, il admet également, dans le noyau au repos, l'existence de ce filament qui constitue ce qu'il nomme le *filament primaire*. De ce filament primaire, pelotonné sur lui-même, partent des filaments plus grêles, les *filaments secondaires*, qui relient entre elles les anses du peloton. Des filaments secondaires, peuvent se détacher aussi des *filaments tertiaires* encore plus fins. Le reticulum du noyau résulterait donc des anastomoses de ces trois ordres de filaments. » (HENNEGUY, 1896.)

L'explication de RABL, qui est la première en date, est aussi l'une des plus remarquables. Sans doute, elle est extrêmement incomplète : mais personne n'a eu, par la suite, d'idée plus pénétrante de la genèse de l'appareil nucléaire quiescent. Tout le monde connaît ses deux schémas, où l'orientation du réseau est si manifestement exprimée.

En 1887, EDOUARD VAN BENEDEN publie son second travail sur la fécondation chez *Ascaris*. A propos de la reconstitution des noyaux-filles, voici comment il s'exprime. « Il est très difficile de dire si, dans ces cas, les extrémités rentrées des anses ne se juxtaposent pas bout à bout, de façon à constituer un cordon pelotonné ; mais si, dans certains cas, il n'est pas possible d'affirmer que ce phénomène n'a pas lieu, dans d'autres il est absolument certain qu'il ne se produit pas, et qu'il ne constitue pas, aux dépens des anses secondaires, un cordon chromatique pelotonné par apposition des extrémités libres des anses »...

...« Les cordons chromatiques, moniliformes, homogènes au début, au moins en apparence, prennent peu à peu un aspect ponctué ; ils se résolvent en fins granules reliés entre eux par des filaments ; ils prennent une structure spongieuse. Parfois cette transformation est précédée par une division longitudinale des anses secondaires ; elle peut déjà se produire à la fin de la métakinèse. Dans un grand nombre de cas, au moment où se produit la transformation de la substance chromatique

réfringente en une substance ponctuée, les cordons présentent une striation transversale très nette, surtout marquée dans les bouts libres. »

...« Certes, les liquides dont s'imbibent les cordons chromatiques sont soutirés au protoplasme cellulaire ; mais le noyau se reconstitue exclusivement aux dépens des cordons chromatiques gonflés, qui finissent par se toucher entre eux, de façon à donner naissance à une masse réticulée, unique en apparence, mais en réalité constituée de quatre parties distinctes, juxtaposées entre elles, et organiquement liées en un tout unique en apparence qui est le noyau au repos. »

Comme on voit, d'après ces citations, VAN BENEDEN, ne pense pas qu'un spirème-fille se forme à la télophase, et chaque anse anaphasique donne une partie du noyau quiescent bien délimitée. En un mot, il est partisan de la continuité chromosomique. Malheureusement, la façon dont il explique la formation des anses prophasiques n'est pas claire. Quoi qu'on trouve dans ce célèbre mémoire les germes des plus importantes notions dont s'enrichira par la suite la morphologie nucléaire, aucune n'y est formulée avec la netteté que nous désirons aujourd'hui.

Dès 1882, HENNEGUY (1896) avait, chez la Truite, reconnu, comme VAN BENEDEN, que les jeunes noyaux des blastomères résultent du gonflement de chromosomes qui se transforment en vésicules et constituent un amas prenant plus tard l'aspect d'un noyau quiescent. Il est intéressant de rappeler que, d'après HENNEGUY, chaque chromosome en se transformant « en un petit boyau dont la partie centrale est claire et homogène et dont la périphérie est fortement colorée, présente une série de petites granulations distantes les unes des autres et faisant saillie dans l'intérieur du boyau ».

Tout ce passage de la description du savant embryologiste parisien correspond évidemment, au moins en partie, à ce que j'ai décrit sous le nom de subdivision télophasique des chromosomes. L'état des connaissances à l'époque où le mémoire

a été rédigé n'a pas permis de tirer tout le parti possible des préparations. HENNEGUY continue dans ces termes : « Leurs parois (celles des boyaux) disparaissent dans l'intérieur du noyau et les granulations colorées qu'elles renfermaient se disposent en séries linéaires entrecroisées et anastomosées pour former le réseau chromatique. »

Au moins ici, n'est-il pas question de la formation d'un spirème-fille à la télophase. D'autre part, HENNEGUY note que, pour les noyaux à division rapide, il n'existe « à aucun moment, un réseau chromatique continu ». « Dans ce cas, on distingue dans l'intérieur du noyau les parois des vésicules qui ne se colorent plus que faiblement par les matières colorantes. Dans chaque vésicule, on trouve un petit chapelet de granulations chromatiques. Le noyau est alors constitué par une réunion de petits noyaux élémentaires, formés chacun par une vésicule contenant un ou deux chromosomes indépendants ».

Il est certain, après cette description, que le noyau des blastomères de la Truite est entièrement favorable à la théorie de la permanence. Je note en passant que HENNEGUY a compté plus d'une fois dans chaque vésicule deux chromosomes indépendants. On retrouve là le résultat du gonflement des chromosomes à la télophase antérieure, processus ordinaire du prélude du dédoublement chromosomique.

La même année que VAN BENEDEN, BOVERI (1887), sur le même matériel alors si réputé, arrive, à peu de chose près, aux mêmes conclusions que l'illustre morphologiste de Liège. Il pense catégoriquement, dès cette époque, que les quatre anses aux dépens desquelles se reconstitue un noyau dans cette espèce, restent distinctes dans ce noyau, et que les éléments mâles et femelles se maintiennent séparés dans la série des générations cellulaires successives.

Dans ses travaux de 1888, 1891, jusqu'à celui de 1908, il n'a cessé de défendre ces conclusions, tout en renouvelant les preuves de ce qu'on a appelé l'*individualité* des chromosomes. Enfin, dans ce dernier ouvrage, il a formulé définitivement

sa pensée sur la théorie de la continuité chromosomique, telle qu'il faut l'entendre dans les blastomères de l'*Ascaris*.

S'il est entré quatre anses dans la constitution du noyau à la télophase, le même nombre sort du réticulum nucléaire à la prophase. De plus, les chromosomes qui apparaissent à la prophase ne sont pas autre chose que les chromosomes-filles de la mitose précédente. Ceux-ci, après être devenus quelque temps indiscernables dans le réseau quiescent, se dégagent de nouveau, non pas évidemment dans l'état où ils se trouvaient à la télophase antérieure, mais accrus et modifiés pendant le repos nucléaire. Le noyau est donc, en toute rigueur, une réunion de chromosomes, et ceux-ci constituent autant d'organites autonomes se transmettant d'une cellule à l'autre par voie de bipartition.

A la télophase, contrairement à ce que pensait VAN BENEDEN, pour qui les anses donneraient naissance à autant de vésicules indépendantes qui se fusionneraient par la suite, BOVERI décrit la formation, dès le début, d'une seule vacuole nucléaire. A l'intérieur de celle-ci, chaque chromosome se transforme en une série de granules reliés par de minces tractus. Et il ne se forme pas de spirème.

Le passage des chromosomes au repos a été décrit d'une façon très curieuse par BOVERI. Il a comparé le phénomène à la formation des pseudopodes chez les Rhizopodes. La couche superficielle de chaque chromosome s'élève de tous côtés en formant des saillies très nombreuses qui s'allongent considérablement, s'anastomosent entre elles et forment ainsi une sorte de tissu spongieux en lequel le corps chromosomique se résout presque en entier.

Au début, il est encore possible de reconnaître ce qui provient de chaque chromosome ; plus tard, on ne le peut plus. Ainsi, prenons l'exemple de deux chromosomes voisins ; voici comment on peut expliquer leurs rapports :

Ils se font par l'intermédiaire des anastomoses de la façon indiquée par BOVERI (1909) dans le schéma de la page 211

de son mémoire. Ce schéma représente un fragment de l'appareil nucléaire quiescent, dans lequel les trabécules provenant de l'un des chromosomes sont foncées, ceux qui dérivent de l'autre sont claires.

Les lignes fortes et étirées montrent le trajet primitif des chromosomes, ce que RABL nomme les *filaments primaires*. Des trabécules dérivant d'une de ces lignes principales, en partie vont s'appliquer contre celles de l'autre ligne, en partie s'anastomosent entre elles. En sorte que, dans le cas présent, l'axe du chromosome clair se trouve entouré par les prolongements du chromosome sombre.

Lorsque, à la prophase, l'ensemble de l'appareil nucléaire se contracte, le chromosome ne conserve pas le trajet primitif. Comme il est exprimé dans le dessin par un trait pointillé, la substance chromosomique peut se reconcentrer selon une ligne plus capricieuse, en tous cas différente. Alors, les deux chromosomes sont le plus souvent entrelacés.

Telle est, dans son essence, la théorie pseudopodiale de l'état quiescent (*Pseudopodenbildung der Chromosomen*). En somme, les chromosomes seraient des organismes élémentaires, vivant, en quelque sorte, en symbiose avec le cytoplasme, émettant des pseudopodes pendant la période d'accroissement, et se reproduisant par division directe.

MISS MERRIMAN (1904), chez *Allium*, tente de résoudre la structure quiescente de la façon suivante. A l'anaphase, les chromosomes sont des cylindres creux qui, dès la télophase, se transforment en des bandes constituées par des groupes quaternes de corpuscules chromatiques, disposés les uns à la suite des autres. Des tractus achromatiques lininiens réunissent ces corpuscules, d'abord au sein d'un même groupe quaterne, ensuite d'un groupe quaterne à l'autre.

Au début de la prophase les chromosomes présentent encore ce dispositif. Puis « les corpuscules de chaque tétrade se rapprochent les uns des autres et se soudent en un anneau *b, c, d* ; ensuite, les anneaux ainsi superposés se rapprochent

les uns des autres à leur tour et se soudent en un cylindre creux qui est le chromosome, *d*. Ces cylindres creux, par division longitudinale, se scindent en deux cylindres-filles, *e*. » (GRÉGOIRE, 1906). Avant de se séparer à la métaphase, chacun de ces cylindres-filles se creuse, ce qui est le prélude de la réapparition des anneaux constitutifs, *f* du début de la télophase suivante.

Cette interprétation remarquable tient compte des aspects anaphasiques et télophasiques pour expliquer la structure quiescente. De plus, bien que l'auteur n'ait pas engagé nettement sa pensée dans cette voie, il semble bien qu'elle ait songé à localiser le début de la division des chromosomes à la mitose précédente. A ce titre, elle se sépare des autres auteurs sur qui elle prend une avance considérable.

Malheureusement, je n'ai pu me procurer le travail de MISS MERRIMAN, J'en parle seulement d'après GRÉGOIRE (1906) qui lui reproche avec raison, m'a-t-il semblé, la schématisation excessive de sa conception granulaire.

GRÉGOIRE (1906) a également interprété les transformations des chromosomes à la télophase chez *Allium*. J'ai eu, cette année même, l'occasion d'examiner son idée de l'*alvéolisation*, tout en ayant sous les yeux des préparations de jeunes racines d'Oignon. Je renverrai à mon travail (1911), pour ce qui concerne la reconstitution du noyau d'après GRÉGOIRE, et la critique que j'ai faite de son explication.

Sur le même objet, du reste très favorable, CHRISTINE BONNEVIE (1908) arrive à d'autres conclusions. A la télophase, dans chaque chromosome en train de gonfler il se différencie un mince filament spirale. Pendant que la substance achromatique que contient chaque chromosome se répand dans le jeune noyau, les tours de spire des filaments chromosomiques se relient par des anastomoses plus ou moins compliquées secondairement, et c'est ainsi que l'on obtient la figure du réseau.

A la prophase, les anastomoses disparaissent et les fila-

ments spirales qui proviennent des anciens chromosomes par formation endogène, deviennent les chromosomes de la nouvelle mitose.

Dès 1901, JANSSENS avait décrit la télophase somatique chez les Tritons d'une façon analogue, mais plus approfondie. Les chromosomes seraient constitués d'une gaine de plastine à l'intérieur de laquelle se formerait un long filament nucléaire nouveau, enroulé plus ou moins en spirale dans la cavité de l'ancien bâtonnet. Ce phénomène constituerait l'apparition précoce du spirème de la prophase suivante.

Avant d'aborder *Allium*, BONNEVIE avait examiné le cas des mitoses somatiques chez *Ascaris megalocephala*, où la structure quiescente serait obtenue de la même façon.

Il est assez piquant qu'après avoir signalé la *Tetradens-struktur* longitudinale des chromosomes à l'anaphase, BONNEVIE explique la formation du réseau sans l'aide de la *division*. Je crois que cette partie de la question est à reprendre une fois de plus. Il ne me paraît pas possible que l'idée de Bonnevie suffise à expliquer la structure représentée dans sa figure 30, par exemple.

B. LA DIVISION LONGITUDINALE

Après avoir rappelé les principaux essais d'explication de la structure quiescente, il convient de faire, non l'historique de la division longitudinale, mais l'exposé des connaissances à son sujet, jusqu'à la publication de ma note du 9 mai 1910.

La division longitudinale semble n'avoir été vue avec netteté, pour la première fois, qu'en 1878 par FLEMMING. Mais à cette époque et dans les années qui suivent, on ne paraît pas lui avoir reconnu sa véritable importance. Les auteurs sont plus frappés par le fuseau, les asters, etc, que par les chromosomes proprement dits. Mais en 1884, VAN BENEDEN et GUIGNARD considèrent le dédoublement longitudinal des chromosomes comme le phénomène fondamental

de la division indirecte. Ce dédoublement se produit à la fin de la prophase et la séparation complète des moitiés a lieu pendant la métaphase.

On peut dire que telle est encore l'opinion de la grande majorité des naturalistes à l'heure actuelle.

Cependant, dans son ouvrage de 1891, FLEMMING avait remarqué que dans les prophases de la mitose somatique chez la Salamandre, la division longitudinale pouvait se faire au stade du peloton grêle, donc de très bonne heure. Et il avait caractérisé ce phénomène sous le nom de *division longitudinale précoce*, qu'il rencontrait aussi dans les mitoses de l'endosperme de *Fritillaria*. On acquérait ainsi une notion plus large sur le temps de dédoublement longitudinal.

Si, dans la plupart des cas, la fente n'est visible que très peu de temps avant la métaphase, dans certains, au contraire, elle apparaît tout au début de la prophase. Comme chez *Fritillaria*, le noyau est alors manifestement polarisé et les boucles du spirème nettement orientées. Celles-ci, encore grêles et sinueuses, présentent une mince fente sur toute leur longueur.

La précocité du dédoublement a surtout été bien vue par BRAUER (1893), dans les mitoses spermatogoniales d'*Ascaris megalcephala* var. *bivalens*. Tout à fait à l'aube de la prophase, les granules de chromatine répartis sur le reticulum nucléaire se montrent sous la forme de doubles rangées qui correspondent à des tronçons du futur spirème de la prophase.

Mais ces auteurs ne sont pas partisans de la permanence chromosomique à l'état quiescent. Si précieuses que soient maintenant leurs indications, ces sortes d'observations ont, en somme, présenté assez peu d'intérêt à leurs yeux.

Aussi est-il plus intéressant d'interroger sous ce rapport les travaux des défenseurs de la continuité.

Pour VAN BENEDEN (1887), la division longitudinale serait localisée à la métaphase, mais les chromosomes présenteraient à la télophase les indices d'un véritable dédouble-

ment. Les chromosomes « prennent une structure spongieuse. Parfois cette transformation est précédée par une division longitudinale des anses secondaires ; elle peut déjà se produire à la fin de la métakinèse. »

On imagine la surprise que peut produire une semblable observation sur des naturalistes imbus des notions anciennes et pour qui les chromosomes doivent reformer un spirème à la télophase. Aussi cette description de VAN BENEDEN n'a-t-elle rencontré aucun succès. Il faut dire tout de suite que lui-même ne semble pas avoir fait grand cas de cette observation ; car, il ne se soucie nullement d'établir les rapports entre cette division et celle qu'il décrit plus tard, peu de temps avant la métaphase. A ses yeux, il ne s'agit là que d'une apparence fugitive dans le gonflement du chromosome et de sa transformation en une sorte de réseau. Quatre anses entrent dans la constitution du noyau à la télophase, il en sort quatre à la prophase ; donc, cette division n'a aucune signification morphologique. Telle a dû être la pensée de VAN BENEDEN, à ce sujet.

REINKE (1895) a signalé des aspects analogues dans les mitoses spermatogoniales de la Salamandre. Il a décrit, dans les bandes chromosomiques de la télophase, un creusement particulier qu'il retrouvait dans celles de la prophase, et qui, à ses yeux, représentait la véritable division longitudinale. J'ai pu contrôler l'exactitude de ses figures. Malheureusement son observation rapide n'a pas porté ; tous les auteurs qui ont cité son travail par la suite sont restés incrédules sur la valeur de son interprétation.

Du reste, REINKE n'a reconnu que quelques aspects seulement du phénomène. Sans doute, il relie, par la pensée, le creusement télophasique à la fente de la prophase, mais il ne montre pas comment cela se vérifie objectivement. De plus, il croit que le nombre des chromosomes est 24 ; il prend les moitiés primaires pour des chromosomes somatiques, et ce qu'il décrit sous le nom de division, n'est en réalité que la subdivision.

En 1898, HOR fait les observations semblables à celles de

REINKE sur les mitoses méristématiques de la racine d'*Ephedra major*. Nous avons vu, d'autre part, comment MISS MERRIMAN (1904) explique les transformations chromosomiques lors de l'entrée à l'état quiescent. Notons qu'elle localise, malgré tout, comme les autres auteurs, la véritable division longitudinale à la prophase.

En somme, tous ces auteurs sont surtout frappés des ressemblances qui existent entre les aspects des chromosomes à la télophase et ceux des bandes spirémateuses de la prophase. Mais, aucun ne songe à localiser réellement avant la télophase, comme il a été fait dans la partie originale de cet ouvrage, le phénomène de la division longitudinale.

Ainsi que VAN BENEDEN, REINKE, HOF, MERRIMAN, GRÉGOIRE (1904) a observé les creusements des chromosomes à la télophase, mais ils ne sont nullement pour lui les indices d'une division longitudinale. Ils constituent simplement des phénomènes d'alvéolisation de la substance chromosomique qui ont pour résultat de transformer chaque chromosome en un réseau élémentaire. Je l'ai déjà exprimé (1911), cette notion d'alvéolisation à laquelle GRÉGOIRE s'est borné dans son analyse microscopique, s'accorde très bien avec celle de la formation d'une double spirale filamenteuse aux dépens de la substance de chaque chromosome. Pour ce qui regarde particulièrement la division longitudinale, voici ce qu'il dit à propos des mitoses chez *Trillium* (1904). « La division longitudinale se produit toujours avant le stade de couronne équatoriale. A la fin de la prophase au moment où le fuseau s'organise dans le protoplasme, les chromosomes sont toujours constitués de deux segments-filles bien indépendants l'un de l'autre et plus ou moins entrelacés. Seulement, il y a une certaine élasticité dans la période où s'effectue la bipartition longitudinale des bâtonnets. Dans certains chromosomes, elle ne se produit pas avant qu'ils ne soient devenus homogènes, n'ayant gardé aucune trace apparente de leur ancienne structure alvéolaire. »

GRÉGOIRE confond ici manifestement la division et la subdivision. Un autre inconvénient de la notion d'*alvéolisation*, c'est qu'elle est d'une trop grande commodité. Beaucoup d'auteurs croient avoir tenté tout le possible de l'observation, une fois qu'ils ont noté les premiers creusements du chromosome télophasique, et qu'ils ont employé l'expression de GRÉGOIRE.

BONNEVIE (1908) décrit et figure très nettement, dans les mitoses somatiques d'*Ascaris* et d'*Allium*, des chromosomes à l'anaphase pourvus d'une fente véritable. Elle s'est préoccupée de savoir quels sont les rapports entre cette fente et celle des chromosomes de la prophase.

Pour l'*Ascaris*, la série des figures qu'elle donne est fort belle. Je vais essayer d'élucider les difficultés que présente la mitose somatique chez cet animal, en tenant compte d'une part de ces figures, d'autre part de mes notions de *division* et de *subdivision anticipées*.

BONNEVIE signale à la métaphase et au début de l'anaphase la structure curieuse des chromosomes. Leur section donne une sorte de tétrade, révélant dans chacun l'existence de 4 bandes parallèles ; ce que Bonnevie exprime par l'expression *Tetradenstruktür*. Evidemment, il s'agit là d'une double division longitudinale, soit une division suivie d'une subdivision. Je ne puis m'empêcher de rattacher cet aspect, si particulier en apparence, à ce que j'ai vu ailleurs, principalement chez les Batraciens Urodèles et chez *Allium* (1911).

Si les anses des figures 18 et 19 de BONNEVIE sont des chromosomes-filles et non des chromosomes sur le point de se diviser, il faut admettre que la subdivision, localisée, pour les autres objets, à la télophase ou à l'anaphase, anticipe ici plus encore ; elle se produit dès la métaphase ou tout au début de l'anaphase. C'est là aussi que, naturellement, la subdivision précédente devient la division. La télophase ne ferait qu'accuser ces bipartitions longitudinales en transformant chaque chromosome en deux paires de très longs filaments enlacés

et sinueux. A la prophase, ces deux paires en se contractant fortement seraient ramenées progressivement à l'état d'une anse large et trapue où, seule, la fente de la division serait encore visible.

Bref, on rencontrerait dans la prophase somatique de l'*Ascaris*, les phénomènes caractéristiques du début de l'évolution du noyau des cytes de premier ordre, dans la prophase de la première mitose maturative; ceux-là mêmes que j'étudierai plus loin sous le nom d'*anamitose*. Les anses prophasiques des mitoses somatiques de l'*Ascaris* seraient comparables à de véritables *anses pachytènes*. Comme dans le noyau des cytes de premier ordre, il y en a autant que de chromosomes somatiques dans l'espèce envisagée.

La division véritable serait ainsi localisée à la métaphase, mais d'une façon toute différente de celle exprimée par le schéma classique. La division effectuée à la métaphase n aurait été préparée dès la métaphase $n-2$, au lieu de l'être à la télophase ou à l'anaphase $n-2$. Mais, il reste à contrôler cette solution elle-même.

Les noyaux de l'*Ascaris* constituent, certes, un matériel précieux qui a rendu les plus grands services à la cytologie. Mais il est possible de lui imputer le retard apporté dans le solutionnement de quelques questions importantes. Ainsi il est certain que l'on a eu, pendant longtemps, le plus grand tort de vouloir élucider à tout prix le mécanisme des mitoses maturatives chez cet animal. On a peut-être eu aussi tort de se guider sur lui pour fixer le moment de la division longitudinale des chromosomes somatiques. Il est certain, qu'ici, elle se fait d'une façon très trompeuse, comme si les anses subissaient une bipartition spontanée, exactement à la métaphase. Nous venons de voir que la réalité est autre, et que le schéma ancien a besoin d'être complètement refondu. Les quatre anses de la fin de la prophase chez *Ascaris* sont des tétrades longitudinales.

On a pris trop longtemps exemple sur les mitoses soma-

tiques de l'*Ascaris*, telles qu'elles ont été décrites naguère. A vouloir trouver ailleurs le décollement des moitiés à la métaphase, on risque de ne rien voir du tout. C'est ce qui est arrivé à un grand nombre d'auteurs qui ont déclaré, et pour cause, que ce phénomène était extrêmement fugitif.

VALENTIN HÄCKER (1909), dans les mitoses des Radiolaires, du groupe des Aulacanthides, constate, comme quelques auteurs dont j'ai déjà rapporté les résultats, la similitude que présentent les aspects de la télophase et ceux de la prophase. Mais je pense que HÄCKER a aussi confondu la division avec la subdivision.

Chez ces mêmes animaux inférieurs, l'étude de la métaphase et de l'anaphase a été faite par BORGERT (1910). Ainsi que le dit HÄCKER, les figures de cet auteur sont à rapprocher de celles que STRASBURGER et GUIGNARD ont obtenues pour les mêmes stades chez les Liliacées. La conclusion qui se dégage des recherches de HÄCKER et de BORGERT, c'est que les Radiolaires constituent un matériel probablement très favorable à la notion d'une coexistence de la division et d'une subdivision des chromosomes dans le même noyau.

C. COURONNES ET PLAQUES ÉQUATORIALES

Dans ma description de la fin de la prophase et de la disposition des chromosomes à la métaphase, j'ai montré que les chromosomes ne se comportaient pas, chez *Sabellaria*, conformément aux données classiques. Je voudrais revenir sur cette question qui est liée étroitement à la notion de la *division longitudinale anticipée*.

Lorsqu'on décrit l'existence d'une couronne régulière où les anses se trouvent rigoureusement superposées deux à deux, d'une façon quasi-schématique, c'est, en général, qu'on a confondu la subdivision avec la division. En d'autres termes,

l'anse trapue et parcourue selon toute sa longueur par une fente très nette mais extrêmement étroite, ne correspond pas à ce que l'on a cru. Elle n'est qu'une *moitié longitudinale primaire subdivisée*, et non un chromosome somatique en train de se scinder en deux autres.

D'autre part, les exemples de véritables couronnes équatoriales sont assez rares. En tous cas, les métaphases que j'ai examinées offraient une disposition, sinon irrégulière, du moins peu conforme au schéma classique. Les anses n'avaient pas leurs branches disposées dans un plan horizontal, mais elles se plaçaient toujours plus ou moins parallèlement au grand axe fusorial. Il ne s'agissait pas d'insertion en superposition selon une couronne équatoriale. L'ensemble des chromosomes composait alors une masse assez peu ordonnée d'où émergeaient librement les extrémités des anses. Pour tout dire, chez les Vers étudiés dans ce travail, j'ai rencontré des images comme celles que représentait déjà GUIGNARD en 1891, et BORGERT plus tard en 1910.

Chez la Truite, HENNEGUY a montré, il y a déjà longtemps, qu'à ce stade, les chromosomes sont disposés à peu près parallèlement suivant l'axe des filaments achromatiques.

Cet arrangement des chromosomes est dû au fait que, excepté chez l'*Ascaris*, il ne se fait aucun décollement de chromosomes à la métaphase. Les chromosomes qui doivent être éloignés définitivement les uns des autres, à l'issue de la métaphase *sont préparés depuis très longtemps*. Ils constituent bien des couples définis ; mais l'indépendance de chacun dans le couple est relativement grande. C'est pourquoi la constitution d'une couronne régulière à l'équateur se réalise rarement, et peut être considérée comme absolument contingente.

Le cas de BORGERT est intéressant à cet égard. Le type de plaqué équatoriale qu'il a rencontré s'éloigne tellement parfois du schéma classique, qu'il n'a pas cru pouvoir expliquer, dans ce cas, la séparation à l'équateur, autrement que par l'intervention d'une *division transversale*. Les figures de BOR-

GERT sous les yeux, je ne crois pas du tout à l'existence d'une *Quertheilung* dans le cas étudié par lui. Les chromosomes dédoublés qui se présentent à la métaphase sont des moitiés longitudinales subdivisées. Il ne se produit pas de division de chromosomes, pas plus longitudinale que transversale, mais un écartement progressif des moitiés primaires préformées vers les deux pôles.

À la métaphase, ces moitiés sont disposées au même niveau et *parallèlement, dans le sens du fuseau*. Insensiblement, elles glissent, dans chaque paire, l'une au long de l'autre, jusqu'à opposition complète. La métaphase et l'anaphase sont ici, pour ainsi dire, intriquées.

Ayant l'intention de traiter ailleurs et plus en détail, cette question des plaques équatoriales, je ne m'attarderai pas à présenter, ni à discuter le travail de BONNEVIE sur les chromosomes de *Nereis limbata* (1908). De tous les auteurs, BONNEVIE est certainement celui qui a eu sous les yeux les aspects les plus favorables à mon explication du mécanisme de la mitose somatique. La figure 52 de son mémoire en fait foi. Elle représente une métaphase prise dans un blastomère de *Nereis* où l'on ne voit que des dyades en forme de croix. BONNEVIE fait remarquer l'identité de ces dyades avec celles des mitoses maturatives. Malheureusement, elle n'a pas du tout saisi leur valeur, ni la façon dont elles se comportent à la fin de la métaphase ; et, de son mémoire, on ne peut guère retenir que les figures. Elle n'a pas fait la distinction, absolument nécessaire cependant, entre *division* et *subdivision*, entre *dyades primaires* et *dyades secondaires*.

Son travail est surtout méritant par l'observation et par la sincérité dans l'exécution des dessins.

DEUXIÈME PARTIE

L'Hétérotypie et les mitoses de maturation ⁽¹⁾A. DANS LA SPERMATOGÉNÈSE DE SABELLARIA
SPINULOSA Leuck.

Pl. 4, fig. 34 à 55 ; pl. 5, fig. 56 à 73.

1. Le noyau des spermatocytes I au début de son évolution.

La dernière mitose spermatogoniale a eu lieu, identique aux précédentes. Les deux cellules issues de cette division ne diffèrent pas essentiellement, au moins au début, de toute cellule somatique ordinaire. Remarquons cependant que *la taille des éléments n'a pas cessé de décroître à partir des grosses spermatogonies* fixées sur le vaisseau sanguin. Mais le nombre somatique des chromosomes à la dernière anaphase goniale est bien de 8, et la façon dont ceux-ci se comportent à la télophase est absolument la même que pour les divisions de cellules somatiques.

En se dédoublant à ce moment, ils fournissent, à chaque spermatocyte I, 16 chromosomes filamenteux bien individualisés. Ceux-ci obéissent à l'orientation générale de tout noyau ; c'est-à-dire qu'ils sont disposés sous forme d'anses qui descendent du Polseite au Gegenpolseite, les courbures des anses siégeant dans le Polseite. Ainsi la figure 34, qui représente deux jeunes spermatocytes I, correspond exactement à la figure 27 montrant deux spermatogonies de la troisième génération. Il n'est entre elles de différence que sous le rapport de la taille, le fait de la présence ou de l'absence de chromoplastes dans un noyau n'ayant aucune importance morphologique.

(1) Il est de convention d'appeler la première mitose de maturation, la mitose I : et la seconde mitose de maturation, la mitose II. Les différentes phases de ces mitoses prennent les symboles correspondants I ou II.

La série des figures 34 à 37 montre les transformations chromosomiques telles que nous sommes maintenant habitués de les distinguer à la télophase. Dans la figure 34, les progrès de la division longitudinale et de la formation des anastomoses sont déjà bien accusés. Mais le véritable état quiescent n'est atteint que dans la figure 35. Ici, les moitiés longitudinales sont indiquées sous la forme de minces filaments parallèles disposés régulièrement par paires. Deux chromoplastes siègent dans le champ polaire aux chromocentres ; leur importance demeure proportionnée à la taille du noyau, aussi sont-ils peu volumineux à présent, eu égard à ce qu'ils étaient avant les premières mitoses spermatogoniales.

Dans la figure 36, l'écartement latéral des moitiés longitudinales dans chaque paire s'est réalisé. Leurs branches descendent du champ polaire avec un trajet très irrégulier. Elles ne sont pas indiquées par un trait franc, mais par une ligne hésitante, délicate. Il est certain que la plus grande partie de la substance de chaque chromosome a passé sous forme du réseau anastomotique qui l'accompagne dans sa période d'accroissement.

Dans la figure 37, les moitiés longitudinales sont plus étirées, moins substantielles encore. Mais malgré l'extrême degré de différenciation, il demeure possible de mettre en évidence et de reconnaître, en dehors de toute suggestion, les 16 chromosomes filamenteux que renferme le noyau des spermatocytes I, à l'issue de la dernière télophase goniale.

Il n'est guère possible de connaître la durée de la période quiescente. Quoi qu'il en soit, à un moment donné, le noyau est le siège de phénomènes qui le font repasser peu à peu par tous les aspects télophasiques, mais cette fois, en sens inverse. J'ai déjà eu l'occasion de le montrer plusieurs fois : la prophase est une sorte de télophase renversée opérant sur un matériel chromosomique qui a doublé en masse comme en nombre.

Chaque moitié formée à la dernière télophase goniale retire le système des fines anastomoses réticulées qui lui est propre.

Autrement dit, l'axe de ce système se renforce et devient plus colorable à mesure qu'il récupère sa substance étalée autour de lui. C'est alors qu'il devient facile de se convaincre que *les anses filamenteuses sont appariées depuis qu'elles existent*. La chose ne peut nous surprendre, puisque nous avons assisté à leur genèse précédemment, et avons vu que chacune est une moitié longitudinale.

La figure 38 représente le Gegenpolseite d'un noyau considérablement éclairci par suite de la reconcentration de la substance chromosomique. Dans cette région convergent les extrémités des branches nettement appariées. Dans chaque paire, l'appariement se traduit par des parallélismes, des entrelacements, des contacts, etc. Il n'est pas très commode de retrouver les terminaisons mêmes de ces branches, parce que celles-ci s'intriquent les unes dans les autres.

Le mouvement de reconcentration continue. Les 16 anses filamenteuses ont ramené à elles la substance des mailles anatomiques qui leur appartiennent respectivement. A mesure qu'elles s'épaississent, elles se contractent ; leur trajet se rectifie. En même temps, les indices de la subdivision longitudinale disparaissent, ainsi que le montre la figure 39.

Ce qui frappe le plus dans cette figure, c'est l'état singulier du champ polaire. On sait qu'en cet endroit, se trouvent ordinairement deux chromoplastes. A ce moment de l'évolution du spermatocyte I, ils ont disparu. A leur place, on retrouve seulement une coloration intense intéressant toute la région du pôle. C'est une sorte de réseau extrêmement fin et serré qui retient toutes les courbures des anses ; il ne s'agit pas d'une masse compacte, mais bien d'un tissu dont la complexité et l'épaisseur sont fonction de sa colorabilité. Il faut voir là selon moi le fait suivant : la substance des chromoplastes, devenue plus liquide, a formé un réseau de très petites et très nombreuses mailles, elle s'est comportée comme toute substance colloïdale, qui, en gonflant, montre mieux sa structure alvéolo-réticulaire. C'est un phénomène du même ordre que la colo-

ration fondamentale du noyau dont j'ai parlé plus haut et qui s'obtient au cours de la différenciation extrême de quelques états quiescents. J'ajoute que cet aspect ne doit pas avoir une grande durée ; c'est simplement un stade fugitif de la reconcentration chromosomique, en relation avec le retour aux chromosomes de la substance chromoplastique.

En même temps que la reconcentration se poursuit, le trajet des anses filamenteuses se régularise et les parallélismes signalés entre les anses de chaque paire sont maintenant bien affirmés. Mais le processus de concentration est plus actif au *Gegenpolseite*, c'est-à-dire, du côté des vestiges fusoriaux internucléaires (sphère ou idiozome de MEVES), que du côté opposé. Alors les terminaisons libres apparaissent avec une grande netteté : chacune s'élargit en une sorte de pied qui butte contre la membrane du fond du noyau. Dans le champ polaire, la situation est toujours moins claire, parce que cette région continue d'être occupée par la ouate sidérophile qui enveloppe toutes les courbures, elles-mêmes en train de se dégager lentement. Quant aux branches visibles, elles ont l'aspect moniliforme coutumier des chromosomes filamenteux ; au niveau des épaississements sont tendues les anastomoses latérales anciennes, celles qui furent formées les premières, lors de la reconstitution téléphasique (fig. 40).

2. L'anamitose.

Dans tout noyau somatique en mitose, les phénomènes de la prophase ne débutent pas autrement que je viens de le décrire pour le noyau du spermatocyte de premier ordre. Les anses chromosomiques filamenteuses, au nombre de 8 paires, subissent une reconcentration progressive de leur substance. Elles deviennent toutes un bâtonnet courbe de forme trapue ; puis, à l'équateur de la figure mitotique, les 8 paires sont dissociées définitivement. Huit anses chromoso-

miques ayant la valeur de moitiés longitudinales s'éloignent vers un pôle, huit autres anses vers l'autre pôle.

Si le noyau du spermatocyte I se comportait jusqu'au bout comme un noyau ordinaire, les anses filamenteuses décrites dans les figures précédentes se raccourciraient rapidement ; elles se porteraient bientôt dans le plan équatorial, et la mitose aurait lieu.

Mais le noyau du spermatocyte I, qui, morphologiquement, est si ressemblant à celui des éléments somatiques, diffère de ces derniers par sa nature intime, ou, si l'on veut, par sa qualité. Soit qu'il possède des propriétés particulières, soit qu'il soit frappé d'une sorte d'arrêt de développement, il ne se comporte pas comme les autres noyaux. Pour une cause inhibitrice encore inconnue qui relève de la maturation génitale, la mitose commencée ne s'achève pas.

C'est en cela que se manifeste pour la première fois la nature particulière du spermatocyte de premier ordre. Il est incapable d'accomplir jusqu'au bout la série des transformations chromosomiques de la prophase. A ce point de vue, mes résultats confirment l'idée, exprimée récemment par RICHARD HERTWIG, d'une mitose avortée à la prophase du premier cyte.

Je reprendrai maintenant la description des paires d'anses au point où je l'ai abandonnée avec la figure 40. Dans la figure suivante la disposition par couples apparaît de plus en plus clairement. Les anses se renforcent encore et ne cessent d'accroître leur indépendance. En même temps, on constate d'une façon indubitable la tendance à un rapprochement réciproque des branches de chaque paire. Il semble qu'elles soient attirées l'une par l'autre, pour reconstituer l'intégrité de l'ancien chromosome somatique dont elles dérivent.

Ainsi, peu à peu, sous les yeux de l'observateur, au lieu de l'achèvement d'une mitose homéotypique, voici ce qui se passe : les 8 chromosomes anaphasiques que l'on a vu se diviser longitudinalement avant la dernière télophase goniale,

ont une tendance à se reconstituer par rapprochement de leurs moitiés, individualisées, il y a longtemps déjà.

Ce phénomène est l'un des plus curieux de toute la période d'accroissement du spermatocyte I. En raison de son importance théorique, je propose de désigner ce processus si original, véritable récurrence mitotique, sous le nom d'*anamitose*.

La série des figures 41-44 représente quelques aspects caractéristiques de l'anamitose. Dans les figures 42 et 43, on peut voir, comment d'une façon générale, le rapprochement débute dans la région de l'antipôle, le mouvement même commençant aux extrémités libres toujours plus nettes, et se propageant lentement en remontant vers le champ polaire. (Celui-ci est encore peu lisible ; il demeure occupé par le feutrage anastomotique sidérophile, où les courbures se sont allongées considérablement. Aussi demeurent-elles filamenteuses, alors que les branches des anses ont déjà recouvré l'allure spirémateuse, plus conforme à l'idée qu'on se fait généralement du chromosome. Sans doute, cet allongement au niveau des courbures s'accroît encore à mesure que le feutrage des anastomoses disparaît ; ce qui provoque dans cette région d'assez grands écartements entre les moitiés longitudinales.

Un moment vient cependant où toute trace des chromoplastes s'est évanouie, le rapprochement se réalise aussi dans le champ polaire, et bientôt le parallélisme le plus étroit règne entre les deux filaments chromosomiques. L'ensemble de la figure continue à se régulariser et l'on passe aux aspects de la figure 44. Ici, le noyau est vu par le champ polaire ; alors que, sur la plus grande partie de leur trajet, les 8 chromosomes du début de la dernière télophase goniale sont reconstitués, dans le champ polaire, les moitiés persistent un certain temps encore à demeurer écartées.

Mais, dans la figure 45, le processus de rapprochement longitudinal est bien près de s'achever. Le noyau a recouvré sa clarté originelle ; il n'est pas difficile d'établir le nombre exact des couples ainsi obtenus. La chose est d'autant plus

aisée que chaque moitié a retiré tous ses prolongements latéraux ; il ne persiste plus qu'un nombre relativement peu élevé d'anastomoses réunissant les couples entre eux. Chaque moitié apparaît aussi sous une forme contractée et vivement chromatique. Huit couples de chromosomes, huit anses, doubles sur toute leur longueur, se trouvent disposées à ce moment à l'intérieur de la cavité nucléaire du spermatocyte I.

Au cours de l'introduction, j'ai dit que, depuis le travail de VON WINIWARTER de 1900, les stades décrits plus haut avaient fait la préoccupation de nombreux auteurs. La plupart d'entre eux, sinon tous, ont retrouvé les aspects de rapprochement longitudinal signalés par le savant belge, et ils ont appliqué la terminologie créée par lui, à cette époque. On sait que VON WINIWARTER appelle noyaux *leptotènes*, ceux qui présentent un élément chromosomique filamenteux grêle et non apparié : noyaux *pachytènes* ceux qui renferment les anses épaisses ou pachytènes provenant de l'appariement et de l'accolement de deux filaments grêles ou leptotènes, dans le sens de la longueur. Ces expressions ont le mérite d'être purement et simplement descriptives. Leur usage tend de plus en plus à se généraliser et je les emploierai volontiers à mon tour ; d'autant plus qu'elles sont d'un maniement très commode pour ceux que la notion ancienne de spirème ne satisfait plus.

Seulement, pour éviter dès à présent toute confusion, il importe de s'arrêter sur le point suivant. C'est que, tandis que VON WINIWARTER et les auteurs partisans de la conjugaison latérale, voient dans les filaments leptotènes des chromosomes somatiques entiers, à mes yeux les mêmes filaments ne représentent que des moitiés longitudinales de chromosomes somatiques.

Du même coup, la valeur des anses pachytènes est déplacée : tandis que pour les cytologistes précédents elles sont des sortes de chromosomes bivalents, résultant de l'accolement ou de la conjugaison de deux chromosomes somatiques monovalents ; dans mon interprétation, *chaque anse pachytène représente un chromosome somatique seulement.*

Pour ceux-là, le nombre des anses pachytènes représente le nombre réduit $\frac{n}{2}$ des chromosomes. Pour moi, il y a toujours autant d'anses pachytènes que de chromosomes somatiques dans l'espèce étudiée.

Le nombre des anses pachytènes est 8, chez *Sabellaria*. Même lorsqu'elles sont complètement formées, le noyau n'a pas atteint encore sa turgescence maxima, mais il est certain qu'à ce stade le suc nucléaire ne cesse de s'accroître activement. Déjà, dans la région antipolaire et sur les flancs du noyau, les anses s'écartent les unes des autres et se disposent régulièrement à égale distance : dans le champ polaire au contraire elles restent en contact par leur courbure (fig. 46). Mais bientôt, le champ polaire semble s'élargir, à son tour, du fait que les courbures se séparent et l'on obtient des aspects que rappelle la figure 47. Le noyau a augmenté son diamètre ; l'ensemble est clair et harmonieux.

Ce temps de l'évolution des spermatocytes I marque le moment où, selon les anciens auteurs, le noyau double sa masse de chromatine. C'est à ce stade qu'ils placent la reconstitution d'un spirème épais dû à l'aboutement des chromosomes. Il ne peut être question ici de ce spirème, puisqu'à aucun moment de la formation et de l'existence des anses pachytènes, celles-ci ne cessent de montrer leurs extrémités libres contre la membrane de la région antipolaire.

La période des anses pachytènes régularisées dure assez longtemps, si l'on en juge par le fait que, lorsqu'on les rencontre dans le coelome, c'est toujours en abondance.

3. L'accouplement des anses pachytènes, la formation des anneaux.

Pl. IV, fig. 48-55 ; pl. V, fig. 56-64 ; Pl. XIV, fig. 214-217.

Les anses pachytènes sont orientées comme l'étaient les chromosomes télophasiques de la dernière division spermatogoniale, c'est-à-dire, avec leur courbure dans le champ polaire, et leurs extrémités libres tournées vers la sphère. C'est

ce que JANSSENS appelle le stade du *bouquet orienté*. A cette orientation si nette succède une sorte de déviation des anses par rapport à leur première disposition. D'abord les anses, légèrement contractées à la suite de leur formation, se détendent dans la cavité nucléaire, et, en même temps elles esquissent un mouvement de torsion très caractéristique.

Les deux branches de chaque anse se rapprochent l'une de l'autre avec tendance à la fermeture de la courbe polaire et l'une semble s'enrouler autour de l'autre. D'autre part, il arrive souvent qu'à ce moment, par suite des mouvements exécutés à l'intérieur du noyau, les deux filaments leptotènes entrés dans la composition des anses pachytènes marquent une tendance à se séparer. Autrement dit, la très mince fente longitudinale qui persistait entre elles réapparaît sous la forme d'un libre espace, et même un commencement de dislocation se montre dans chaque anse épaisse, avec formation d'anastomoses entre les moitiés longitudinales en train de s'écarter. Parfois, toutes les anses pachytènes, en même temps, sont ramenées subitement à l'état de paires d'anses jouissant d'une assez grande indépendance l'une par rapport à l'autre dans chaque couple (fig. 50).

Ce stade a été décrit minutieusement par un certain nombre d'auteurs sous le nom de *strepsinema*. Dans un chapitre ultérieur, j'aurai l'occasion de revenir sur les aspects des filaments dits « strepsitènes », et j'espère pouvoir montrer qu'ils n'ont pas l'importance qu'on leur a accordée. A mes yeux, en effet, le fait que les anses pachytènes paraissent soudainement se cliver et que les moitiés formées s'écartent l'une de l'autre tout en demeurant plus ou moins enroulées l'une autour de l'autre ne présente qu'un intérêt secondaire. Cette particularité n'altère en rien les grandes lignes de l'évolution des anses pachytènes, comme on verra plus loin. Il convient de faire remarquer dès maintenant : 1^o que, même dédoublée à ce point, la réalité de l'anse pachytène n'a pas été modifiée, puisque celle-ci représente essentiellement, non un chromosome

unique, mais une paire d'anses jumelles leptotènes ; 2^o que l'orientation de ces dernières est restée la même jusqu'à présent que celle des anses pachytènes nouvellement formées ; 3^o que ces aspects de dédoublement, bien que d'une assez longue durée, ne persistent pas dans la spermatogénèse de *Sabellaria*.

Les extrémités libres des anses pachytènes présentent, même avant le dédoublement, une physionomie curieuse. En cet endroit, le parallélisme des moitiés formatrices ne persiste pas longtemps : les terminaisons de celles-ci, tout d'abord accolées, se séparent, se recourbent et s'opposent, comme si, arrêtées par un obstacle, elles avaient dû se réfléchir selon un angle droit. La chose apparaît bien dans la figure 48, où l'on peut voir une anse pachytène présenter, à ses deux extrémités, le rebroussement que je viens de décrire ; tandis que, pour une anse voisine, un commencement de séparation se manifeste, dans la région de la courbure, entre les deux anses-filles qui la constituent.

Les figures 51 et 52, au contraire, représentent des noyaux où les anses pachytènes ont commencé à se désorienter sans cependant se résoudre en leurs moitiés longitudinales. Dans la figure 55, les anses se sont allongées considérablement et elles exécutent le mouvement de torsion indiqué plus haut. La fente qui sépare les deux anses jumelles reste bien visible, mais elle montre plutôt une tendance à se rétrécir. Parfois, elle demeure ouverte dans certains endroits seulement ; dans les autres, les moitiés longitudinales se sont à nouveau rapprochées jusqu'au contact.

Toutes ces transformations aboutissent à donner au noyau la physionomie de la figure 56. L'ensemble des chromosomes s'est éclairci ; on a l'impression qu'une réduction du contenu nucléaire vient de s'opérer. De plus, au lieu de présenter simultanément 8 courbures d'anses, le noyau n'en montre plus que 4. Que s'est-il passé ?

L'examen de la figure suivante va nous mettre sur la voie.

Le nombre des chromosomes paraît y avoir également diminué. De plus, la configuration des anses a certainement changé ; au lieu d'anses très simplement disposées comme à l'ordinaire, on trouve des figures chromosomiques curieuses, des sortes de huit plus ou moins compliqués, mollement tordus et appliqués contre la face intérieure de la membrane nucléaire. Si l'on essaie la numération, on ne compte plus 8 anses, mais 4 seulement de ces singulières figures en 8 de chiffre. De plus, chacune de celles-ci ne paraît pas simple, elle présente deux solutions de continuité correspondant à deux sortes d'articulations en forme de croix évidée.

Parfois, quand on a affaire à des chromosomes un peu plus contractés que d'habitude, cette croix paraît homogène, comme taillée à même la substance chromosomique ; de pareils aspects ne peuvent renseigner sur la nature de ces formations. Mais, le plus souvent, on s'aperçoit que les croix évidées n'ont pas d'existence propre ; elles se laissent décomposer en quatre branches qui n'affectent entre elles que des rapports de contact. A leur niveau, existe bien une interruption de la substance chromosomique, partout ailleurs homogène et continue.

Voici comment l'observation approfondie permet d'expliquer la structure des noyaux à ce stade :

Il faut se représenter, très nettement, la position des anses dans la cavité nucléaire, au moment où elles n'ont pas encore ébauché le mouvement de désorientation. Les extrémités libres, au nombre de 16, convergent et se touchent au fond de la cavité, dans la région antipolaire. On l'a vu, ces extrémités peuvent de bonne heure présenter un rebroussement particulier qui a été décrit à propos de la figure 48. D'autre part, toutes les courbures, au nombre de huit, sont étalées dans la région polaire, sous la membrane, et elles appartiennent à deux groupes différents de chromosomes, l'un d'origine paternelle, l'autre d'origine maternelle. Ces deux groupes représentent les deux pronuclei de la fécondation, et leur position est indiquée par deux chromocentres latéraux situés dans le champ polaire.

Pour alléger l'explication, considérons le cas de deux anses pachytènes seulement ; l'une appartenant à l'un des chromocentres, l'autre au chromocentre opposé.

Les terminaisons libres des deux anses, qui convergent dans le fond du noyau, s'accollent deux à deux, et en s'appliquant l'une contre l'autre déterminent la formation de deux articulations d'apparence cruciale, telles que je viens de les décrire. Au moins pendant un certain temps, celui de l'aboutement, la figure a conservé la régularité ancienne. A ce moment encore persistent les chromocentres, les courbures des anses sont toujours étalées sous la membrane de la région polaire et selon ces chromocentres.

Les chromocentres sont contenus dans un plan horizontal perpendiculaire au grand axe cellulaire et les figures cruciales dues à l'aboutement des extrémités de la région antipolaire sont toutes dans un plan vertical qui renferme ce grand axe. Je l'appelle plan de rebroussement ; il sera le plan équatorial de la mitose qui va suivre.

Si j'appelle maintenant A et B, les deux chromocentres opposés, ils sont situés symétriquement de part et d'autre du plan de rebroussement. Mais ils en sont encore peu éloignés, parce qu'ils siègent toujours jusqu'à présent dans le champ polaire. Or, à mesure que nous poursuivrons la description de la prophase du spermatocyte I, nous verrons les points A et B s'éloigner de plus en plus l'un de l'autre, jusqu'à l'instant où ils se seront opposés au maximum de distance. Alors, nous serons bien près de voir s'accomplir la première mitose maturative (fig. 214, 216, 217).

Les 6 autres anses pachytènes du noyau se comportent de la même façon et en même temps que les 2 données en exemple. Ainsi, les 8 anses pachytènes, tout en obéissant encore à l'orientation générale, composent 4 couples, grâce à l'aboutement des extrémités deux à deux dans le fond de la cavité antipolaire. Là, au moins à un moment, siègent 8 articulations en forme de croix évidée qui sont l'expression

de cette sorte d'accouplement. Ai-je besoin de dire que je n'attache à ce processus aucune idée de copulation, de conjugaison, etc.

Après s'être soudées, comme il vient d'être dit, les anses s'allongent considérablement, et elles subissent la torsion qui a pour résultat de faire perdre leur orientation. La figure 57 montre 4 couples diversement contournés, formant des boucles assez nombreuses, en relation avec l'allongement chromosomique, de part et d'autre du plan de rebroussement. Dans la figure 58, au contraire, les anses commencent à se contracter et à s'épaissir. Il semble que les mouvements se fassent sans aucun ordre, mais cela tient à ce que le noyau n'est pas représenté en entier. Du reste, on n'obtient jamais les images rigides du schéma ; il s'en faut qu'au cours des déplacements, les croix évidées se montrent toujours exactement dans le plan de rebroussement. Chaque couple cherche péniblement sa position d'équilibre ; tout cela doit durer longtemps.

Dans la figure 59, la contraction a commencé pour 2 couples qui occupent déjà leur position définitive, tandis que les deux autres sont encore allongés et d'apparence compliquée. Pour ceux-ci surtout, de nombreuses anastomoses demeurent établies entre les anses plus ou moins déformées qui les composent.

Pour la représentation d'un noyau qui se présentait particulièrement bien à l'observation, je n'ai figuré qu'un seul couple (fig. 60), afin de montrer que la complication des noyaux est due seulement au degré d'allongement des courbures et au mouvement des figures en 8 de chiffre. Peu à peu, celles-ci se raccourcissent et elles vont en se simplifiant progressivement jusqu'à prendre la forme d'un anneau allongé. Dans la figure 61, les quatre couples d'anses pachytènes sont définitivement représentés par quatre anneaux réguliers qui occupent toute la hauteur du noyau.

A ce stade, la membrane nucléaire ne tarde pas à dispa-

raître. Côte à côte sont rangés, dans quatre plans verticaux parallèles, les quatre anneaux dont chacun résulte d'un 8 détordu et contracté. Un système de fibrilles, qui acquiert plus tard la forme fuselée, maintient les quatre anneaux dans cette situation. Alors, les formations cruciales qui marquent les limites des chromosomes sont toutes situées sensiblement au même niveau. Le plan qui les contient n'est autre que l'ancien plan de rebroussement des anses pachytènes. Mais, tandis qu'auparavant nous l'envisagions en position verticale, maintenant il indique l'équateur de la figure mitotique et, eu égard au grand axe de cette figure, il devient horizontal. C'est en effet par la dislocation des anneaux, au niveau des croix évidées à lumière losangique, que la mitose va débiter.

Les aspects des figures 62 et 63 marquent l'achèvement de la prophase, mais avant que la mitose s'exécute, une contraction de la substance chromosomique a encore lieu, qui, en diminuant le rayon de courbure des anneaux, a pour résultat de transformer leur ensemble en une masse chromatique aussi dense que celles des figures de tassement polaire. Les anneaux se raccourcissent considérablement et ils deviennent si trapus qu'il est impossible de reconnaître la lumière des articulations, ainsi que la fente longitudinale des anses pachytènes qui les composent. Il n'est même possible de reconnaître les limites propres des anneaux que si l'on surdécolore les préparations. La figure 64 représente les anneaux en train de subir cette extrême contraction de la métaphase. Mais le processus va beaucoup plus loin qu'il n'est montré ici.

A cette contraction fait suite une détente générale qui conduit rapidement à l'anaphase. Alors, les chromosomes réapparaissent nettement dans les préparations. Dans les figures 61-63, il était facile de reconnaître la véritable nature des anneaux, grâce à l'indépendance dont jouissent les deux anses pachytènes de chaque anneau l'une par rapport à l'autre, grâce aussi au fait que la fente longitudinale qui les carac-

térise est particulièrement claire à ce stade. A l'anaphase, nous retrouvons cet avantage. Chaque anneau s'est alors scindé en ses deux parties supérieure et inférieure qui s'écartent et se rapprochent de leur pôle respectif (fig. 218). Et pendant que ce mouvement ascensionnel s'opère, la division longitudinale se manifeste par une grande indépendance entre les moitiés constituantes (fig. 66-68). Le plus souvent elles demeurent en contact au niveau de leur courbure en dessinant des sortes d'X dont les extrémités renflées s'écartent notablement ; parfois, elles demeurent juxtaposées l'une à l'autre. Mais, il est aussi des cas où elles sont séparées du premier coup et le demeurent.

La seconde mitose sépare les moitiés de chaque anse pachytène. Ainsi, seulement à la métaphase II, s'achève la division longitudinale déjà commencée à la dernière télophase spermatogoniale.

B. DANS LA SPERMATOGÉNÈSE D'OPHRYOTROCHA

PUERILIS. Clprd.-Mecz.

Pl. VI, fig. 91 à 112.

Le nombre somatique est ici de 4, et, pour l'établir avec certitude, il faut s'adresser au stade de diaster anaphasique. Dans les préparations où la décoloration a été insuffisamment prolongée, les figures sont en général difficiles à analyser à ce stade. Chaque aster comprend quatre anses très épaisses, dont les extrémités des branches sont légèrement entaillées (fig. 91). Dans les préparations favorables, chaque aster montre qu'il est, en réalité, constitué de quatre anses déjà dédoublées sur toute leur longueur (fig. 92). Autrement dit, chaque aster anaphasique comprend 4 couples d'anses plus ou moins étroitement rapprochées dans chacune des couples. Dans les mitoses spermatogoniales, toutes ces anses subissent à leur entrée à l'état quiescent les transformations qui aboutissent

tissent à la *subdivision*. Mais, dans les noyaux au repos qui proviennent de la dernière division spermatogoniale, ces transformations sont à peine ébauchées. En sorte que le noyau du spermatocyte I, au début de la prophase, renferme seulement 8 anses filamenteuses, qui sont les moitiés longitudinales des 4 chromosomes somatiques de cette annélide.

Pour sortir de l'état dit de repos, le processus est très simple : les blocs chromatiques disposés en séries linéaires représentant les 8 moitiés longitudinales, diminuent peu à peu de volume cependant que les tractus qui vont d'un bloc à l'autre dans chaque série linéaire se renforcent à leurs dépens. Ainsi les filaments recouvrent leur physionomie première, et ils régularisent leur trajet tandis qu'une partie des anastomoses latérales disparaît. En un mot, nous assistons à la reconcentration progressive de la substance des filaments grêles dont chacun, je le répète, a la valeur d'une moitié longitudinale de chromosome (fig. 94).

De bonne heure, les moitiés longitudinales filamenteuses se transforment en de longs cordons encore sinueux qui ne tardent pas à se contracter tout en conservant leur orientation ancienne. Dans ce mouvement de contraction, les deux moitiés longitudinales, qui proviennent de la même anse somatique, se rapprochent l'une de l'autre ; ce qui se traduit par un parallélisme de plus en plus apparent. Déjà, la majeure partie des anastomoses latérales a disparu ; en tous cas, il devient impossible de les mettre en évidence. De plus, par suite de l'individualisation croissante des moitiés et de la reconcentration de leur substance, elles cessent de participer à la formation des chromoplastes. Comme ceux-ci ne jouissent pas d'une existence propre, en restituant à chaque anse filamenteuse la part de substance qui lui appartient, ils disparaissent du même coup.

Lorsque la reconcentration des moitiés longitudinales est en train de s'opérer, en enlevant définitivement toute apparence réticulée au noyau, un nouveau phénomène commence

à se manifester : c'est une tendance de l'ensemble des filaments chromosomiques à se masser excentriquement dans la cavité nucléaire. La rétraction latérale ne tarde pas à s'accroître, en sorte que bientôt un espace complètement libre occupe toute une aire du noyau. C'est l'aspect bien connu maintenant du synapsis (fig. 95). Cette rétraction ne se fait pas d'une façon quelconque ; elle obéit au contraire à l'orientation générale normale des anses chromosomiques. Ainsi, toujours le mouvement synaptique est dirigé selon le grand axe du noyau, du champ polaire au champ opposé. Par suite la courbure des anses se rapproche des extrémités libres siégeant dans le champ antipolaire, tandis que la région qui correspond au champ polaire, peu à peu abandonnée, finit par n'être plus occupée que par le suc nucléaire, lequel est absolument rebelle aux colorants. Je dois ajouter que la contraction synaptique n'est pas aussi radicale dans tous les cas. Il arrive que plusieurs anses filamenteuses conservent la position première, c'est-à-dire continuent de s'étendre d'un pôle à l'autre selon toute la hauteur du noyau. On a affaire à une figure de synapsis incomplet ; alors, un chromoplaste persiste souvent dans le champ polaire, comme le représente la figure (fig. 96).

Pendant le synapsis, les moitiés longitudinales n'ont pas cessé de se rapprocher, l'une de l'autre, lentement. Les aspects de parallélisme sont maintenant étroitement accusés. Bientôt, on assiste à une sorte de détente de la masse filamenteuse, et, comme ce mouvement est plus prononcé pour certaines paires que pour d'autres, la figure s'éclaircit tout à coup. (fig. 97). Il est facile de suivre dans leurs sinuosités les 4 paires filamenteuses qui représentent les chromosomes du spermatocyte. Les moitiés sont encore grêles et moniliformes, mais plus le rapprochement s'accroît plus les filaments augmentent d'épaisseur (fig. 99). Dans leur mouvement réciproque ils finissent par se toucher nœud à nœud ; mais au niveau des entrenœuds, persiste une fente très nette qui représente la division longitudinale réalisée à la télophase. On a dès lors

dans le noyau 4 anses chromosomiques épaisses dont chacune est une double bande noueuse, très longue encore, orientée comme l'étaient les moitiés filamenteuses qui la constituent. Ce sont les anses pachytènes des auteurs (fig. 100). Le noyau du permatoocyte de 1^{er} ordre, chez *Ophryotrocha* comme chez *Sabella-ria*, en renferme autant qu'il existe de chromosomes somatiques.

A propos de la formation des chromoplastes localisée à la télophase, j'ai eu l'occasion de montrer que le contenu figuré du noyau avait une tendance à se partager en 2 groupements égaux occupant chacun une moitié de la cavité nucléaire. Cette tendance s'affirme encore lors de l'appariement des moitiés filamenteuses. Aussi les 4 anses pachytènes sont-elles de bonne heure groupées sous la forme de deux couples où règne un parallélisme remarquable entre les branches constituantes (fig. 101 et 102). Bien que cette étude ne vise pas à autre chose qu'à des conclusions morphologiques bien établies, peut-être est-il permis de voir dans cette disposition curieuse, l'expression objective de l'hypothèse de la gonomérie, formulée par HÄCKER.

Le mouvement de concentration ne s'arrête pas là, les quatre longues anses pachytènes continuent de se raccourcir en égalisant leurs contours. Leur largeur s'accroît sensiblement aux dépens de leur longueur et elles prennent chacune la forme d'un bâtonnet court extrêmement épais, très contracté, où l'on peut encore cependant reconnaître la trace de la fente longitudinale (fig. 103). Mieux que précédemment leur répartition en deux groupes de deux se manifeste. Puis elles se contractent à nouveau, et en même temps elles se rectifient ; en sorte que les 4 anses pachytènes se transforment en d'énormes bâtonnets dont les extrémités sont légèrement recourbées et qui reposent le plus souvent parallèlement l'un à l'autre. Par exception, un ou deux de ces volumineux chromosomes doubles, que nous pouvons appeler désormais des dyades, peuvent affecter une disposition différente. Ainsi l'un peut être disposé transversalement et embrasser les trois autres avec

ses deux terminaisons (fig. 104). Ou bien, il se présente sous la forme d'un anneau incomplètement fermé parmi les autres qui sont claviformes. Lorsque 2 dyades se présentent ainsi en anneau dans le même spermatocyte, j'ai remarqué que ce sont toujours ceux qui occupent une situation marginale. Il ne faut voir dans tout cela que des variantes sans importance dues aux actions mécaniques qui agissent sur la cellule à ce moment.

Une remarque plus intéressante et vraiment importante s'attache au fait que, dans toutes ces conditions, toujours les quatre dyades demeurent groupées deux à deux. Insensiblement le spermatocyte s'aplatit de façon à ce que le grand axe cellulaire repose maintenant dans un plan perpendiculaire à celui de sa première position (fig. 106). Tout entier, il se transforme en la figure achromatique de la première mitose, Cependant chaque groupe de dyades se tourne lentement vers l'un des pôles du spermatocyte qui a acquis la forme fuselée.

J'ai montré à plusieurs reprises la tendance du noyau à répartir son contenu chromosomique en deux groupements de même valeur numérique. L'achèvement de la 1^{re} mitose maturative n'est que la réalisation de cette tendance. Aussitôt que les dyades ont commencé leur ascension vers l'un ou l'autre pôle, la division du spermatocyte s'exécute brusquement (fig. 105). Avant même que les deux groupements se soient opposés complètement, la cellule se scinde en deux autres qui sont les spermatocytes de 2^e ordre.

Le processus d'une pareille mitose est très curieux, il diffère complètement de celui d'une mitose ordinaire. Il ne s'agit ici d'aucune division de chromosomes, ni longitudinale, ni transversale.

Les spermatocytes de 2^e ordre renferment deux dyades, c'est-à-dire deux chromosomes entiers, où la fente longitudinale est restée visible (fig. 107). Cette fente représente la division longitudinale opérée depuis très longtemps, depuis la dernière télophase spermatogoniale. Commencée lors de la reconstitution du noyau à cette époque, elle est restée suspendue pendant toute l'évolution du spermatocyte de premier ordre.

La première mitose ne l'intéresse pas et se réalise comme si elle n'existait pas. Elle ne s'achève qu'à la métaphase de la seconde mitose (fig. 108).

La seconde mitose fait rapidement suite à la première. Dans l'intervalle, les 2 dyades de chaque spermatocyte de 2^e ordre, considérablement raccourcies, se dissocient en leurs moitiés constituantes qui s'éloignent définitivement. La plaque équatoriale de la seconde mitose comprend ainsi 4 anses dont chacune représente une anse filamenteuse du début de la prophase du spermatocyte de premier ordre. Les spermatides, très nombreuses dans la cavité générale où elles existent en liberté, renferment 2 chromosomes de grande taille légèrement incurvés (fig. 109). La transformation des spermatides en spermatozoïdes est facile à suivre, en raison même du nombre restreint des chromosomes et de la grande taille de ces derniers. Mais cela est en quelque sorte en dehors du sujet que je me suis tracé. La spermiogénèse proprement dite constitue, en effet, un chapitre technique tout à fait à part de la question générale de la maturation des produits génitaux mâles.

En résumé : le nombre régulier des chromosomes chez *Ophryotrocha* est 4. Le nombre des anses pachytènes est 4 également. A la première mitose, 2 anses pachytènes entières, simplement raccourcies, passent dans chaque spermatocyte de deuxième ordre. Alors, la division longitudinale, commencée à la dernière télophase goniale et suspendue pendant toute la prophase I, s'achève à la deuxième mitose. Les anses pachytènes sont dissociées en leurs éléments. Les spermatides reçoivent en définitive 2 chromosomes.

C. DANS LA SPERMATOGÉNÈSE DE LANICE CONCHYLEGA

Pl. V, fig. 74 à 80 ; Pl. VI, fig. 81 à 90.

J'ai pu examiner un grand nombre de mitoses somatiques chez cette annélide, grâce à des coupes faites sur des larves lorsque je me proposais d'étudier la morphogénèse des né-

phridies chez cette espèce. On sait que ces larves présentent une existence pélagique de longue durée. Je pouvais m'en procurer à chaque coup de filet fin dans le port en eau profonde de *Boulogne-sur-Mer* où elles abondent au mois d'août. Il est facile de les élever dans un cristalliseur où l'on renouvelle l'eau de temps en temps ; elles ne tardent pas, du reste, à se fixer sur le fond où leur croissance se fait rapidement. A mesure qu'elles grandissent, le tube muqueux, qu'elles possédaient au cours de leur vie libre, s'accroît et elles commencent de le renforcer en y agglutinant les particules solides qu'elles trouvent dans leur voisinage. Je les aidais du reste dans leur travail en les saupoudrant d'une pincée de sable qu'elles utilisaient rapidement à l'aide de leurs longs tentacules préten-siles. Dans ces conditions, je pouvais fixer des exemplaires de toutes les tailles.

C'est dans l'épithélium digestif que les mitoses se montraient en grande quantité. Après la longue description que j'ai donnée des divisions somatiques chez *Sabellaria*, je crois inutile d'entreprendre la description de celles que j'ai trouvées chez *Lanice*. Aussi bien, le nombre somatique seul m'intéresse actuellement. Il est de 6 chez cette annélide. A la fin de la prophase le noyau renferme 12 anses spirémateuses subdivisées qui représentent des moitiés primaires.

Comme chez *Sabellaria* toute la Spermatogénèse se déroule dans le coelome, librement. On ne rencontre pas non plus ici le processus tubulaire, si commode pour la sériation, qu'offre l'*Ascaris*. Et cependant, *Lanice* est bien plus favorable à cet égard que *Sabellaria*, grâce au fait que la multiplication des spermatogonies et des spermatocytes I et II détermine la formation de spermatogemmes dans la cavité générale.

Un autre avantage présenté par les noyaux de *Lanice* est le nombre restreint des chromosomes ; mais il est plus apparent que réel, parce que la taille de ces noyaux semble avoir diminué en proportion. Somme toute, *Lanice* offre un matériel assez peu recommandable. Si je me suis arrêté à cet animal, c'est

surtout que j'avais un grand nombre de mitoses somatiques à ma disposition, et un matériel facile à renouveler.

LES SPERMATOGONIES. — Comme pour *Sabellaria*, ce sont les spermatogonies des premières générations qui possèdent la plus grande taille, celles qui reçoivent la nourriture et chez qui le noyau s'accroît considérablement. La figure 74 représente une spermatogonie appartenant vraisemblablement à la 3^e génération. Le nombre des éléments du cyste a triplé, mais la taille a déjà commencé à diminuer. L'élément chromosomique déjà très étiré est peu colorable ; grâce à cela, grâce aussi au nombre restreint des anses et à la taille relativement grande du noyau, celui-ci reste très clair. Le suc nucléaire est rebelle à l'hématoxyline. Chaque anse filamenteuse a l'allure moniliforme et irrégulière déjà décrite. Le plus souvent, deux chromoplastes siègent dans le champ polaire ; mais pour bien montrer leur caractère de contingence, j'ai choisi à dessein une spermatogonie qui n'en présentait qu'un.

LES SPERMATOCYTES I. — La dernière division des Spermatogonies fournit les Spermatocytes de premier ordre. Comme on peut voir par la comparaison des figures 74 et 76 les spermatocytes sont de plus petite taille encore. Le noyau présente deux chromoplastes volumineux en rapport comme toujours avec les courbures des anses-filles obtenues lors de la reconstitution du noyau à la télophase. Ces anses sont disposées par paires ; chaque paire siégeant dans le territoire chromosomique qui lui appartient. Ce qui ne veut pas dire que ces deux systèmes chromocentriques ne peuvent empiéter l'un sur l'autre ou se pénétrer. Au contraire, les branches des anses filamenteuses étant très longues, circulent loin de leur point d'insertion au chromocentre. Mais, chaque branche d'un système en pénétrant dans le système voisin ne perd pas son individualité ; elle explore, pour ainsi dire, le suc nucléaire dans l'autre moitié du noyau, sans que, pour cela, sa substance devienne miscible à celle des anses qu'elle rencontre ou écarte sur son passage.

Les premiers indices de la prophase spermatocytaire I se traduisent :

1^o Par la disparition des chromoplastes dans la région polaire ;

2^o Par le renforcement des anses filamenteuses qui rappellent bientôt les aspects des auteurs décrits sous le nom de *filaments leptotènes*.

3^o Par le rapprochement mutuel des deux anses de chaque couple mitotique de l'anaphase précédente.

Déjà, dans la région antipolaire, dans le voisinage des vestiges fusoriaux qui constituent l'idiozome, du reste fort peu apparents dans ces éléments, le rapprochement des moitiés longitudinales s'est réalisé jusqu'au contact ; peu à peu, il se propage vers le champ polaire en même temps que la plus grande partie des anastomoses latérales disparaissent (fig. 77).

Bientôt, à la place du système *rétiforme* de l'état quiescent, nous allons trouver 6 anses très nettement orientées, de façon à ce que les extrémités libres siègent du côté du vestige fusorial internucléaire. Mais, en même temps que le mouvement de rapprochement s'exécute, il se fait une lente contraction de l'ensemble des chromosomes, dont le mouvement est dirigé du champ polaire vers le champ opposé. De sorte que les anses épaisses et doubles, à la faveur de cette contraction, achèvent de se former. Leur courbure n'est plus en contact avec la membrane de la région polaire ; cette région abandonnée des chromosomes ne retient plus d'aucune façon les colorants. Les anses épaisses, dites *pachytènes*, se présentent sous la forme d'arceaux trapus, moins élevés que le noyau, et plantés dans le champ de l'antipole. De plus, en ce dernier endroit, il se fait un tassement des extrémités libres très difficile à analyser dans la majorité des cas, de la même nature que le tassement polaire des télophases et que j'ai décrit à propos des mitoses de l'épiderme de *Sabellaria*. Toutes ces particularités chromosomiques caractérisent le stade *synapsis* (fig. 78).

A la contraction synaptique, succède la détente des 6 anses pachytènes, dont les courbures remontent peu à peu, et vont s'étaler dans la région polaire, en suivant la face interne de la membrane nucléaire, de sorte que celle-ci paraît tendue par ces anses. Mais, ce n'est là qu'une apparence, car, lors de la contraction du synapsis, la membrane du noyau n'a cédé en aucun point de sa surface. Elle est équilibrée par rapport à la tension du suc nucléaire et non d'après la position des chromosomes, qui sont parfaitement indépendants d'elle à son intérieur.

Puis, les anses pachytènes qui sont, pendant un long temps, régulièrement disposées, présentent dans le champ polaire, une torsion sur elle-même qu'accompagne le rapprochement de leurs branches. Celles-ci se croisent et s'entrelacent ; en même temps, le noyau, subitement, paraît être occupé, par un nombre moins élevé de chromosomes que précédemment. Il est rare que plus de trois courbures soient visibles, à la fois, dans la même coupe optique.

Comme dans les figures 80 et 81, les chromosomes offrent des sortes de barres grossières, où, dans les cas favorables règne une mince fente, de la même nature que la fente longitudinale des chromosomes.

Voici ce qu'il s'est passé. Au lieu des 6 anses pachytènes, obtenues plus haut comme on sait, on trouve dans la cavité nucléaire trois formations chromosomiques en forme de huit de chiffre plus ou moins compliqué. Au cours du *tassement synaptique antipolaire*, les deux groupes gonomériques d'anses ont commencé à s'opposer dans le fond même de la région de l'antipode. Chaque anse de l'un des deux groupes a accolé ses extrémités à celles de l'anse qui lui est opposée ou mieux qui lui est symétrique dans l'autre groupe. Aux points de contact, les extrémités homologues se sont aplaties l'une contre l'autre, et c'est ainsi que les formations chromosomiques en huit de chiffre possèdent chacune deux barres transversales révélatrices de leur accolement bout à bout.

Plus tard, les anses pachytènes soudées 2 à 2, se détordent, et viennent finalement se disposer sous la forme d'anneaux réguliers et trapus, dans un plan perpendiculaire à celui de leur position initiale (fig. 82).

On aura reconnu du premier coup que les barres transverses que nous trouvons ici correspondent aux croix évidées à lumière losangique, des couples strepsitènes de *Sabellaria*.

Ayant suivi pas à pas la formation des anneaux, examinons-les, tels qu'ils se présentent en dernier lieu. La membrane du noyau vient de disparaître ; le suc nucléaire est maintenant répandu dans le cytoplasme dont il augmente vraisemblablement la fluidité. Les trois anneaux sont disposés côte à côte ; leurs articulations sont situées dans un plan horizontal perpendiculaire à l'axe de la mitose préparée. Chaque anneau est formé de deux dyades qui s'opposent par leurs extrémités libres rebroussées, et réalise une *tétrade* de nature toute spéciale et de durée éphémère.

PREMIÈRE MITOSE. — Déjà, dans les conditions de la figure 82, ces anneaux ont perdu la cohésion première ; les 4 articles qui les composent ont acquis une certaine indépendance. Il semble que la mitose soit sur le point de se précipiter vers une brusque fin. Mais les phénomènes ne s'arrêtent pas là.

Les anneaux disposés verticalement et parallèlement se contractent d'une façon extraordinaire. Ce mouvement est très curieux et il ne semble pas qu'il ait été jamais décrit, bien que doivent vraisemblablement le présenter tous les animaux qui possèdent des anneaux-tétrades à la métaphase de la première mitose maturative. Ainsi le mouvement d'éloignement dicentrique est précédé d'un double mouvement de tassement équatorial de sens opposé qui a pour effet de rendre la figure mitotique impossible à analyser. L'ensemble prend la forme d'un magma irrégulièrement cubique, où la présence des chromosomes se révèle seulement par quelques légères saillies de la masse chromatique (fig. 83).

Quand la mitose est enfin sur le point de s'achever, à l'ana-

phase (fig. 84), on a l'impression de deux plaques qui se décol-
lent l'une de l'autre. Chacune renferme *trois couples* de chro-
mosomes (fig. 85), soit 3 anses pachytènes entières et simple-
ment raccourcies. A la télophase, le noyau se reconstitue en
entraînant l'allongement des chromosomes qui tendent à
reprendre l'aspect de minces filaments (fig. 86). N'oublions
pas qu'ils ne sont autres que les filaments leptotènes du début
de la prophase I.

DEUXIÈME MITOSE. — La seconde mitose suit sans doute
la première d'assez près. Après s'être allongées et amincies,
les trois paires d'anses que renferme le noyau du spermato-
cyte de second ordre, se contractent en s'élargissant ; elles
continuent de s'homogénéiser et donnent les bâtonnets re-
courbés et précis de la figure 88.

La seconde mitose sépare, dans chaque paire, les deux anses
constituantes. Autrement dit, c'est à la métaphase II que les
anses pachytènes sont enfin dissociées en leurs éléments.
Ainsi, s'achève enfin la division longitudinale de la dernière
télophase spermatogoniale. Trois moitiés longitudinales sont
réparties à une spermatide, trois à l'autre.

Aussitôt, ces moitiés primaires, obéissant à la loi générale,
au moment d'entrer dans l'état quiescent, commencent à ma-
nifester les signes de leur propre division longitudinale. Le
noyau reconstitué de la spermatide contient 3 paires d'anses
filamenteuses (fig. 89 et 90).

D. DANS L'OVOGÉNÈSE DE SABELLARIA

Pl. VII, VIII, IX, X, fig. 113 à 155 ; pl. XIV, fig. 224-228.

L'OVAIRE. — Il occupe la même position que le testicule
et comme lui, il dérive de la prolifération dans le coelome des
cellules endothéliales de la paroi postérieure du dissépiment.
De sorte que l'ovaire, à droite et à gauche de l'intestin, se trouve
suspendu dans chaque somite à la manière d'une grappe assez

volumineuse pour occuper à maturité toute la partie du cœlome correspondante. Au-dessous de cette grappe, c'est-à-dire, à la face supérieure du dissépiment suivant, s'ouvre le pavillon vibratile du conduit vecteur. Grâce à cette sorte de trompe collectrice à pavillon très étendu et à conduit étroit, se fait la sortie des ovocytes de premier ordre détachés de la grappe ovarienne et tombés dans le cœlome.

Cette grappe est en général très fournie et possède un nombre élevé de branches ; cette disposition est en rapport avec une égale ramification du vaisseau sanguin qui la soutient.

LES OVOGONIES. — La multiplication des cellules endothéliales donne les ovogonies. Contrairement à ce que l'on a vu dans le testicule, les gonies de l'ovaire ne subissent pas l'accroissement remarquable des premières générations de Spermatogonies. Elles ne diffèrent pas, sous le rapport des dimensions, des cellules somatiques ordinaires et leur noyau présente le même aspect que celui de ces dernières. Le nombre des générations de gonies est certainement ici peu élevé ; il ne semble pas que les cellules péritonéales se divisent plus de deux fois chacune avant de s'accroître, c'est-à-dire avant de mériter le nom d'ovocytes I.

Un fait domine ici tous les autres. Alors que dans le testicule, les premières gonies étaient les éléments les plus volumineux de toute la grappe, dans l'ovaire les premières gonies sont de petite taille. Dans le premier cas, les cytes I sont de petites cellules sans relation avec le liquide sanguin ; dans le second, les cytes I sont fixés sur le vaisseau sanguin et, dans cette situation, deviennent énormes.

LES OVOCYTES I. — Leur cytoplasme entre largement en relation avec le sang, et même, il est impossible de déceler la présence d'une cloison qui ferait la séparation entre le sang et le cytoplasme ovocytaire. A l'examen histologique, on n'a que des différences de structure intime insignifiantes, quand, dans les coupes, on passe de l'un à l'autre milieu. Ainsi les

échanges qui réalisent la nutrition de la cellule, s'opèrent dans les meilleures conditions possibles. Aussi l'ovocyte I inséré au vaisseau, par un long et large pédicule, ne tarde-t-il pas à s'accroître considérablement, eu égard à la taille des ovogonies.

Celles-ci sont également en contact permanent avec le sang ; mais, tandis qu'elles réagissent en se multipliant, ce qui paraît plutôt normal, les ovocytes I se comportent différemment et atteignent des dimensions colossales, tout en étant privés du pouvoir de se diviser. Ils vont présenter ces aspects singuliers de la maturation ovulaire, qu'on rencontre aussi dans des cas avérés de dégénérescence cellulaire.

Mais, au début de son évolution, l'ovocyte I présente la même taille que les ovogonies. Pendant ce temps, son noyau est le siège de phénomènes importants et même décisifs, pour la suite de son existence, convient de décrire en détail.

ANSES LEPTOTÈNES. — Les anses filamenteuses, plus ou moins dédoublées, que renferme le noyau quiescent et qui représentent des moitiés longitudinales primaires, reconcentrent lentement leur substance. Elles perdent peu à peu l'aspect moniliforme qu'elles avaient revêtu en s'étirant dans la vacuole nucléaire et en émettant des bourgeons anastomotiques. Ces moitiés ont la forme d'anses orientées du champ polaire, au champ opposé, leur courbure siégeant dans la région polaire, ainsi que c'est, du reste, la règle pour toute espèce de noyau.

En même temps qu'elles se régularisent et gagnent en épaisseur, la plus grande partie des anastomoses disparaît. De plus, les anses manifestent la tendance à abandonner la région polaire où elles étalent leur portion de courbure.

Nous savons que dans les noyaux du cyte I au repos, les 8 chromosomes somatiques de *Sabellaria*, sont représentés effectivement par 16 anses moniliformes groupées selon 8 paires. Pendant la durée de l'état quiescent, les deux anses de chaque paire, peuvent s'écarter notablement l'une de l'autre et manifester une assez grande indépendance entre elles.

Mais il n'en est pas moins vrai qu'elles ne cessent pas d'occuper dans la cavité nucléaire le territoire réservé au chromosome dont elles proviennent. Elles sont donc, en quelque sorte, retenues l'une à l'autre par le lien de la communauté d'origine.

SYNOPSIS. — A un moment donné, on voit les deux anses en train de concentrer leur substance, se rapprocher l'une de l'autre insensiblement. En même temps, comme je l'ai indiqué un peu plus haut, elles se rétractent dans la même direction ; elles paraissent être soumises à une force résidant dans la région antipolaire. Bientôt, la région polaire devient libre et n'est plus occupée que par un suc absolument rebelle aux colorants et qui semble être dépourvu de toute structure (fig. 117 et 121).

Il résulte de tout ceci la formation, aux dépens de chaque paire d'anses leptotènes, d'une anse unique et épaisse, connue sous le nom d'*anse pachytène*.

ANSES PACHYTÈNES. — Bientôt toutes les anses épaisses au nombre de 8, ont atteint leur maximum de contraction ; elles sont ramenées dans la région antipolaire où leurs extrémités libres se rencontrent. Tantôt leur courbure s'arrondit largement et s'accole à la face interne de la membrane nucléaire ; tantôt, le sommet de la courbure s'est rabattu dans la cavité nucléaire et il tend à se rapprocher, lui aussi, du fond de cette cavité (fig. 123).

Dans la numération, il est nécessaire de tenir compte de cette disposition, autrement l'on obtiendrait pour ces sortes d'anses un nombre double de courbures et de branches.

A ce stade, il n'est pas rare de rencontrer des anses qui présentent, très clairement indiquée, la dualité de leur formation. Les anses moniliformes qui se sont rapprochées étroitement conservent leur allure caractéristique. Des épaississements se répètent régulièrement sur toute leur longueur et ils sont disposés à un même niveau dans les deux anses du couple ; ce qui donne à l'anse pachytène également un aspect moniliforme.

La répartition des anses pachytènes dans la vacuole nucléaire est remarquable dans certains ovocytes I. Le noyau renferme alors deux groupements d'anses qui n'offrent pas la même physionomie. Au cours de la contraction synaptique, quatre anses se contractent plus rapidement que les autres (fig. 124 et 125). Il faut noter que les 4 anses plus sensibles à la contraction sont toujours groupées étroitement, tandis que les autres anses, ne sont pas encore complètement formées par rapprochement des anses leptotènes (fig. 124) ; ou bien, occupent encore toute la hauteur du noyau (fig. 125). Lorsque le noyau est vu par le champ polaire, il accuse aussi cette répartition et l'on a alors des images (fig. 128) qui rappellent les figures 8 et 9 de MORSE (1909). Chez *Periplaneta americana*, cet auteur a vu, à un stade analogue du spermatocyte I, les anses pachytènes former deux groupements opposés et égaux, dont chacun correspond à une moitié du noyau. Cette disposition serait en rapport avec l'écartement des centrosomes. « Le noyau présente un arrangement bipolaire, une partie des chromosomes en forme de boucles étant attachée à un pôle, et le reste à l'autre pôle. »

Lorsque les anses pachytènes sont toutes rétractées, la région polaire est complètement libre et ne renferme qu'un suc incolore. Je profite de cette observation pour faire remarquer à nouveau l'indépendance véritable qui existe entre la membrane nucléaire et les chromosomes. J'ai eu dans la première partie, l'occasion de traiter la nature de cette membrane. Elle appartient au cytoplasme ; elle est la limite obtenue par suite d'une condensation cytoplasmique lente autour d'une vacuole pleine de liquide, où vivent les chromosomes. On a coutume d'équipoller, dans le langage courant, les chromosomes au noyau. C'est une erreur : l'ensemble des chromosomes possède une existence propre, en dehors de celle du suc nucléaire et surtout de celle de la membrane nucléaire. Ainsi, pendant le synapsis, une partie du noyau est abandonnée des chromosomes, sans que le noyau perde sa turges-

cence, sans que sa membrane fléchisse en un seul endroit.

Nous assistons ensuite à la détente des anses pachytènes qui s'allongent et remontent peu à peu vers la région polaire où elles viennent étaler leur courbure. Elles occupent alors toute la hauteur du noyau et pendant qu'elles s'allongent, elles perdent de leur épaisseur. Même, elles commencent à se résoudre chacune en deux anses constituantes. Celles-ci ont l'aspect de deux filaments entrelacés qui s'éloignent progressivement, en provoquant la formation d'anastomoses latérales, absolument comme si l'on se trouvait à une télophase somatique (fig. 129-132).

L'ÉTAT QUIESCENT POSTPACHYTÈNE. — La comparaison est d'autant plus légitime que le noyau va désormais entrer dans un nouveau repos, caractérisé par une véritable structure quiescente, au cours duquel il va s'accroître considérablement (fig. 133 et 134).

Le nombre des anastomoses augmente au fur et à mesure que l'importance des moitiés filamenteuses, il y a peu de temps encore rapprochées sous la forme d'anses pachytènes, diminue, et que ces moitiés deviennent de plus en plus grêles. Alors, le suc nucléaire est envahi par un système extrêmement compliqué d'anastomoses minuscules qui lui confère une structure réticulaire. En même temps, réapparaissent les deux chromoplastes, qui avaient disparu au cours des transformations synaptiques.

LES CHROMOPLASTES GONOMÉRIQUES. — La réapparition des deux chromoplastes n'est pas simultanée, mais l'un se forme toujours avant l'autre et chacun occupe une position latérale et correspond certainement à une moitié des anses chromosomiques du noyau. Sur la formation du chromoplaste, j'ai peu de chose à dire. J'ai constaté sa présence ou son absence selon les cas, mais je n'ai pas assisté, à proprement parler, à sa naissance. Je pense qu'il peut se produire au moment où les anses *de même origine* se disposent autour de leur chromocentre, par agglutination de ces anses en un magma d'appar-

rence homogène. Mais il n'est pas impossible non plus que la formation des chromoplastes soit plus tardive et contemporaine de la constitution du réseau des fines anastomoses qui se tisse dans le suc nucléaire. Les chromoplastes seraient dus alors, non au contact prolongé des sommets chromosomiques, mais à l'écoulement de la substance chromosomique et à son accumulation en certains endroits précis de la région polaire.

J'ai remarqué que le chromoplaste formé en second lieu reste toujours de moindre taille que le premier. Cette différence ne fera que s'accuser à mesure que l'ovocyte I va subir l'accroissement considérable qui le caractérise (fig. 140).

Les anses filamenteuses dont chacune, il est bon de le rappeler, est une moitié longitudinale primaire de chromosome, sont maintenant extrêmement allongées. Elles sont pourvues de multiples et très fines anastomoses qui établissent un réseau délicat, à peine visible, entre elles. Ainsi, la substance chromosomique occupe toute la cavité du noyau et présente une surface considérable au contact du suc nucléaire. Dans le détail, le parcours des anses est sinueux et hésitant, mais remarquablement régulier dans l'ensemble et obéissant ici aussi à l'orientation fondamentale des chromosomes dans la vacuole nucléaire.

LE PSEUDO-SYNAPSIS. — Peu de temps après que cet état de différenciation chromosomique a été atteint, il survient dans le noyau grandi de l'ovocyte I de *Sabellaria*, un phénomène très curieux. Une contraction intense des anses filamenteuses les ramène brusquement tout entières dans le champ polaire (fig. 135). Les courbures ont conservé leur position première ; mais les extrémités libres ont abandonné complètement la région antipolaire et se trouvent maintenant, elles aussi, dans la région polaire. En cet endroit, l'ensemble des anses chromosomiques rétractées, mais peu ou point épaissies, constitue une masse filamenteuse très serrée. Sur les bords de cette masse, on peut reconnaître la plupart des terminaisons libres, et à l'intérieur, il est possible de distinguer la présence

des deux chromoplastes qui ont conservé leur position respective.

Cette nouvelle contraction est très intéressante. Elle montre : 1^o La possibilité qu'ont les anses de l'ovocyte I de se contracter aussi bien dans le champ polaire que dans le champ opposé (synapsis) ; 2^o l'indépendance dont jouissent les chromosomes par rapport à la membrane nucléaire ; 3^o la non-existence de spirème, puisque les extrémités libres des chromosomes sont visibles ; 4^o l'instabilité toute particulière de l'ensemble des chromosomes au cours de la prophase de la première mitose maturative.

Les pseudosynapsis que je décris ici rappellent singulièrement les aspects nucléaires que J. BERGHS (1906) a décrits à la prophase de *Spirogyra*. Surtout sa figure 9 rappelle ce que j'ai vu dans l'ovocyte I de *Sabellaria*.

Puis, les anses chromosomiques se développent à nouveau ; mais cette fois ce sont les branches qui se détendent et reprennent leur ancienne position, le mouvement étant maintenant dirigé du champ polaire au champ opposé.

Désormais, le noyau va continuer de grandir sans que de nouvelles modifications structurales importantes se présentent à son intérieur. Seulement, à mesure que cet accroissement se réalise, la substance chromosomique qui est loin de croître dans les mêmes proportions que le suc nucléaire, continue à s'étirer. Du reste, le développement du réseau des fines anastomoses est si grand que les anses filamenteuses ne sont plus visibles que sous forme de grêles lignes principales, un peu plus importantes que les tractus anastomotiques, mais si peu denses que l'hématoxyline au fer se fixe à peine sur elles. Alors, j'ai dû plus d'une fois avoir recours à l'hémalun qui donne, dans ces cas, une coloration très satisfaisante, après fixation à la liqueur GILSON-PETRUNKEWITSCH.

Lorsque le noyau est arrivé à ce stade, on obtient dans les coupes les aspects que VON WINIWARTER a décrits à propos des *noyaux dictyés* et sur lesquels il est inutile de s'attarder (fig. 136).

Tous les noyaux des ovocytes I arrivent à ce degré de différenciation chromosomique, mais tous ne passent pas nécessairement par le stade *synapsis*. Il est des cas, probablement assez rares, mais certains, où les moitiés longitudinales filamenteuses se rapprochent mutuellement au début de la prophase, sans subir la contraction synaptique. Bien mieux, dans ces noyaux, le rapprochement ne va pas jusqu'à la formation d'anses pachytènes. Les moitiés sont situées parallèlement l'une à l'autre et à très peu de distance, mais elles ne concentrent que faiblement leur substance et restent à l'état de bandes moniliformes simplement régularisées. Le noyau conserve ainsi, à peu de chose près, les caractères de l'état quiescent. C'est dans ces conditions qu'il passe au stade d'accroissement (fig. 119 et 120).

Sous le nom de *synapsis abrégés*, VON WINIWARTEK ET SAINMONT (1909) ont décrit des noyaux analogues dans l'ovogénèse du Chat ; mais, contrairement à ce que je pense, les deux auteurs belges croient que des noyaux, comme celui de leur figure 53, conduisent aussi à la formation d'anses pachytènes.

L'OVOCYTE I A LA FIN DE LA PÉRIODE D'ACCROISSEMENT. — Même après s'être accru si démesurément le noyau présente la même orientation qu'au début de la longue prophase ovocytaire. Il existe un champ polaire où se trouvent les courbures des anses et les chromoplastes, et un champ antipolaire qui contient les extrémités libres des branches. Autour de chaque chromoplaste se trouvent disposés 8 anses filamenteuses ayant la valeur de moitiés primaires ; autrement dit, de chaque chromoplaste comme centre, rayonnent 16 branches chromosomiques dont le parcours décrit un grand nombre de zig-zags dans la cavité nucléaire.

Si nous faisons l'examen approfondi de ces branches, nous voyons qu'elles sont déjà dédoublées pour leur compte (fig. 143). Chaque branche apparaît, en effet, sous la forme de deux filaments très minces, plus ou moins granuleux et épineux

et qui sont enroulés l'un autour de l'autre en donnant l'impression d'une double spirale filamenteuse.

Les épines latérales des filaments sont en relation avec le tissu anastomotique, si ressemblant à ce que certains auteurs ont décrit naguère sous le nom de caryoplasme.

L'un des chromoplastes a subi une évolution particulière. Il semble grossir proportionnellement au noyau et au cytoplasme. Au moment où ce dernier se charge de granulations lécithiques, on voit ce chromoplaste s'accroître peu à peu, tandis que l'autre a conservé la taille plutôt restreinte qu'il a acquise d'emblée lors de sa formation tardive. Mais, en même temps, il perd de sa colorabilité. Il est difficile de dire si les sommets des anses sont prises à son intérieur, ou bien si celles-ci sont simplement accolées à sa surface (fig. 139).

Quoi qu'il en soit, pendant l'accroissement ovocytaire, il est manifeste qu'il est le siège de transformations chimiques d'un ordre particulier. Il ne faut pas oublier que le cytoplasme, à cette époque, est en plein travail sécrétoire et accumule dans ses mailles le lécithe ovulaire, en très grande abondance.

Puis, dans son intérieur, apparaissent plusieurs petites vacuoles renfermant, semble-t-il, un liquide hyalin qui ne retient pas l'hématoxyline, alors qu'il est violemment érythrophile. Il s'est sans doute fait un travail de ségrégation qui a séparé finalement dans la substance en train de perdre sa colorabilité, la substance érythrophile, de la substance cyanophile. Bientôt, les petites vacuoles se fusionnent, et le chromoplaste est alors transformé en un nucléole vrai, tel qu'on le décrit dans les traités.

Pendant cette dérivation de l'un des chromoplastes en nucléole, l'autre chromoplaste n'a pas changé de physionomie; il demeure une petite masse irrégulière, non différenciée, qui prend toujours avec autant d'avidité les colorants hématoxyliques.

Pendant la durée de la période d'accroissement, l'ovocyte I est demeuré fixé sur le vaisseau sanguin par un long pédicule, creux dans sa partie proximale et par où le sang se met direc-

tement en contact, avec le cytoplasme. Lorsque l'accroissement est terminé, l'ovocyte tombe dans le cœlome, où il complète sa membrane vitelline et acquiert bientôt sa forme sphérique définitive. Un grand nombre d'ovocytes I, à ce stade, s'accumulent ainsi dans chaque somite génital, attendant le moment d'être expulsés par le gonoducte segmentaire.

Je ne m'arrêterai dans ce mémoire, ni à la description de la ponte, ni à celle de tout une série de circonstances qui précèdent ou entourent la fécondation. Je réserverai aussi pour une étude ultérieure l'exposé des transformations cytoplasmiques qui accompagnent les mitoses maturatives. Bien que j'aie, d'ores et déjà, en ma possession, des préparations très démonstratives de l'apparition des fuseaux, asters, etc., je m'en tiendrai pour le moment à la façon dont se comportent les chromosomes lors de l'émission des globules polaires.

PRÉPARATION DU PREMIER GLOBULE POLAIRE. — Dès que l'ovocyte I a quitté le liquide cœlomique où il a mûri et qu'il entre au contact de l'eau de mer, des phénomènes très importants se produisent avec rapidité. Ils ont pour premier résultat la disparition de la membrane nucléaire, ou, si l'on veut, de la limite nette de la vacuole nucléaire. Mais, en même temps que le suc nucléaire se répand dans le cytoplasme, l'ancien champ polaire du noyau est le siège de deux manifestations différentes, quoique relevant de la même cause.

1° La région cytoplasmique intercalée entre les deux chromocentres est le lieu de formation d'un fuseau, la direction de ce fuseau étant perpendiculaire à la ligne qui réunit les deux chromocentres ;

2° Les anses chromosomiques se rétractent brusquement en ramenant leurs extrémités libres dans le champ polaire.

Les figures 138 et 139 représentent deux coupes successives d'un même noyau, peu de temps après que l'ovocyte a été immergé dans l'eau de mer. La membrane nucléaire n'a pas encore entièrement disparu, mais les anses ont déjà subi la rétraction polaire. Elles sont disposées par paires, les anses

se croisant le plus souvent dans chaque paire (fig. 137). Chacune montre nettement la *subdivision chromosomique*, que j'avais décrite, au cours de la période de grand accroissement, mais qui existait déjà, quoique faiblement indiquée, dans le noyau quiescent à la suite de la dernière télophase ovogoniale.

La figure 142 est plus intéressante, elle montre les anses réparties, à droite et à gauche du fuseau en train de s'ébaucher, selon les positions des chromocentres. Au fur et à mesure que la figure fusoriale se dégage, les paires d'anses se rapprochent de l'axe du fuseau. A ce moment, le fuseau est situé assez profondément au cœur de l'ovocyte ; mais, peu à peu, il se déplace vers la surface libre, tandis que les anses continuent de se contracter et de concentrer leur substance. Elles perdent définitivement leur aspect épineux et bientôt nous les retrouvons telles qu'elles sont représentées dans la figure 144. Les anses sont ainsi disposées sous forme de dyades tout à fait caractéristiques ; de plus chaque branche, je le répète, est divisée sur toute sa longueur. Ce qui fait qu'à la fin de la prophase, deux mitoses sont déjà préparées.

Maintenant, les dyades pénètrent plus profondément dans le fuseau et l'on passe à la métaphase ; mais je me hâte de dire que l'on n'obtient jamais d'emblée une couronne équatoriale régulière. Plus d'un auteur a déjà signalé cette particularité de la métaphase à la première mitose maturative (CARNOY ET LEBRUN, 1899) (HACKER, 1895). Une grande hésitation semble régner autour de la figure équatoriale ; on a l'impression que des forces contraires agissent en même temps sur les chromosomes qui ne trouvent pas du premier coup leur équilibre. Les aspects des préparations n'en sont que plus difficiles à interpréter.

Au début, les dyades sont disposés à plusieurs niveaux et sans ordre apparent ; alors, le fuseau se trouve situé sur l'emplacement même du noyau. Mais, on assiste bientôt au mouvement d'ensemble de la figure mitotique qui se rapproche de la surface libre du cytoplasme,

A mesure que le fuseau se rapproche de celle-ci, il se tasse, se raccourcit et les dyades, s'ordonnent plus ou moins régulièrement selon deux plans équatoriaux superposés (fig. 145).

Mais, en même temps, survient une complication inattendue, qui, si elle n'est pas reconnue à temps, peut être le point de départ d'une grosse erreur dans l'interprétation de la mitose. Les deux branches de chaque dyade se séparent l'une de l'autre, mais non pas pour participer par la suite à un mouvement d'écartement dicentrique. *Elles se séparent du même côté du plan équatorial* et restent orientées par rapport à la même extrémité fusoriale. De plus, comme chacune de ces moitiés est déjà dédoublée, grâce à la subdivision, elles se présentent à leur tour sous forme de *dyades*.

Il en résulte que, d'un côté comme de l'autre du plan équatorial, on compte à un moment donné non pas 4 dyades, mais bien 8 de ces formations chromosomiques paires. La figure 146 montre le résultat de ces transformations qui, si elles ne sont pas suivies avec une extrême attention, passent facilement inaperçues et sont cependant de la plus grande importance. Dans cette figure, nous voyons le fuseau arrivé au contact de la membrane de fécondation ; de chaque côté du plan équatorial se trouvent 8 dyades semblables à celles qui sont représentées.

Pendant que cette dissociation des dyades primaires en dyades secondaires a lieu, de part et d'autre de l'équateur, on voit les dyades secondaires d'un plan s'opposer à celle de l'autre plan par leurs extrémités libres. Il existe, en effet, en ce moment, une sorte de *tassement équatorial* qui détermine la formation, tout à fait passagère, de sortes d'anneaux constitués de deux doubles V ainsi opposés (fig. 145). L'anaphase dissipe ces associations éphémères.

La première mitose s'achève comme il est indiqué dans la figure 149, et le résultat est le suivant : Le 1^{er} globule polaire renferme 8 paires d'anses chromosomiques représentant 4 dyades primaires, et chaque dyade primaire n'est autre

qu'une anse pachytène ramenée à ses deux éléments constituants, c'est-à-dire deux moitiés longitudinales primaires.

Autrement dit, la première mitose nous fait assister à la répartition des 8 chromosomes dédoublés que renferme le noyau de l'ovocyte I, en deux groupes de 4, qui, au delà du plan équatorial, se décomposent chacun en 8 paires d'anses chromosomiques. L'un de ces groupes sort du cytoplasme sous la forme du premier globule polaire ; l'autre demeure dans l'ovocyte I, qui, après cette sortie, mérite le nom d'ovocyte de second ordre. Ainsi ce dernier renferme encore 8 paires d'anses secondaires qui représentent 4 chromosomes somatiques (fig. 150).

EMISSION DU SECOND GLOBULE POLAIRE. — Une seconde mitose survient bientôt qui décompose effectivement chacun des 4 couples de moitiés primaires. A la métaphase, les chromosomes sont rangés par paires, et il existe *deux niveaux parallèles de paires chromosomiques* (fig. 151). A l'anaphase, on trouve de chaque côté du plan équatorial quatre paires d'anses qui ont la valeur de moitiés secondaires (fig. 152 et 153). Il ne faudrait donc pas dire que le résultat de cette mitose est d'avoir réparti 8 chromosomes d'un côté, destinés au second globule polaire, et 8 chromosomes de l'autre destinés au pronucleus ♀. Le résultat de la seconde mitose est de ne laisser dans le cytoplasme de l'ovotide que 4 paires de moitiés longitudinales secondaires.

Le nombre réduit est 4.

E. DANS LA SPERMATOGÉNÈSE DE FASCIOLA

Pl. XI, fig. 156-195 ; pl. XIV, fig. 219-223.

Les spermatogonies se divisent un certain nombre de fois dans l'épaisseur de l'épithélium glandulaire du testicule (fig. 173, 174) ; puis, elles arrivent au bord de cet épithélium et là, elles grossissent légèrement. Puis, elles tombent dans la cavité tes-

ticulaire, non pas une à une, mais par tétrades, ou par octades.

Mais ces derniers éléments qui viennent de grossir ne sont plus, en réalité, des spermatogonies. Leur taille tout d'abord les distingue de celles-ci ; l'évolution particulière que va subir leur noyau les différencie définitivement. Ce sont déjà des spermatocytes de premier ordre. Au moment où ils se détachent de l'épithélium glandulaire, les noyaux méritent la description suivante :

A la taille près, qui est ici plus élevée, l'aspect des noyaux rappelle exactement celui de l'état quiescent des spermatogonies. Les chromosomes y sont représentés à l'état de longues anses filamenteuses et moniliformes orientées du champ polaire au champ opposé (fig. 164).

Lorsque la concentration de la substance chromosomique a commencé, le suc nucléaire perd sa coloration, les branches des anses se renforcent. En même temps, il apparaît de mieux en mieux qu'elles font partie de *paires* préexistant dans le noyau au repos. Plus la reconcentration s'avance et plus les anses de chaque paire se rapprochent l'une de l'autre, mais le mouvement qui les rapproche est plus rapide dans la région antipolaire (fig. 165). Déjà, les deux anses filamenteuses (leptotènes) de chaque couple y sont rapprochées de telle façon qu'il ne subsiste plus qu'une mince fente entre elles dans cette région (fig. 166). Puis ce mouvement de juxtaposition remonte vers la région polaire, où, pendant un certain temps, les courbures des anses conservent encore leur allure de filaments grêles et irréguliers. A ce stade, on rencontre encore les deux chromoplastes, ou bien un seul a persisté qui réunit les sommets de la moitié du nombre des anses nucléaires. Au fur et à mesure que le rapprochement se fait dans la région polaire, le chromoplaste commence à disparaître.

En somme, nous n'apprenons rien de nouveau maintenant ; une seule chose est à signaler, c'est que la formation des anses pachytènes a lieu ici, sans que le noyau présente la contraction synaptique (fig. 167).

Le nombre des anses pachytènes est de 10. Dix anses épaisses, où persiste très clairement une mince fente, selon toute leur longueur, se sont donc formées aux dépens de 10 paires d'anses filamenteuses dont chacune a la valeur d'une moitié primaire de chromosome somatique.

Le stade pachytène dure vraisemblablement très longtemps. Il est certain que le noyau continue d'accroître son volume pendant cette phase très curieuse de son évolution.

La fin du stade pachytène s'annonce, comme d'habitude, par l'écartement l'une de l'autre des deux anses leptotènes qui composent chaque anse épaisse. Les deux anses reprennent, mais sans redevenir aussi grêles qu'elles furent auparavant, l'aspect moniliforme caractéristique du *leptonema* (fig. 169). La substance chromosomique s'étire de nouveau avec formation de pleins et de déliés, ainsi que d'un très grand nombre de nouvelles anastomoses latérales. Les deux moitiés longitudinales libérées à nouveau reprennent un parcours assez irrégulier, s'enlacent de diverses façons (fig. 170 et 171).

L'espace qui règne entre elles représente la mince fente des anses pachytènes, laquelle n'était autre que l'écartement que nous avons vu se faire entre les moitiés préformées de la dernière télophase goniale.

Le stade ainsi décrit a été appelé stade *strepsitène*, par allusion à la torsion des chromosomes l'un autour de l'autre. C'est un terme descriptif d'un usage commode que j'emploie volontiers, mais qui ne caractérise pas exclusivement des aspects de la prophase maturative. Comme j'ai eu l'occasion de le montrer, on trouve les *couples strepsitènes* dans tous les noyaux à l'état quiescent (1911).

Les filaments strepsitènes des spermatocytes I de *Fasciola* offrent la même orientation que les anses pachytènes. A la fin de la prophase de la première mitose maturative la substance des chromosomes strepsitènes se rétracte vers le champ polaire. Par suite d'une contraction lente, mais continue, les extrémités libres sont ramenées dans la région polaire. Comme les sommets

des anses n'ont point bougé, le noyau offre les aspects bien connus des figures 171 et 172. Désormais, nous pouvons appeler chaque paire sous le nom de dyade. Les deux chromosomes de chaque dyade continuent de se raccourcir, en perdant peu à peu leurs aspérités et ils deviennent de plus en plus trapus.

Les auteurs ont décrit abondamment le passage de pareilles dyades à leur forme la plus contractée, je crois inutile d'insister à mon tour. Un seul fait est à retenir, c'est que ces formes chromosomiques, si massives qu'elles deviennent, représentent deux moitiés primaires accolées en forme de croix. Chaque dyade trapue représente une anse pachytène considérablement raccourcie. Leur numération se fait aisément, on en compte toujours 10 dans la cavité nucléaire, désormais rebelle aux colorants (fig. 177).

PREMIÈRE MITOSE. — Il s'agit maintenant de bien établir comment se comportent les dyades ainsi constituées à la première mitose maturative. Je ne vais pas décrire dans le détail cette mitose que j'ai pu étudier ici à loisir dans tous ses détails. Je ramènerai ses caractéristiques à quelques propositions essentielles.

1° On n'obtient pas de couronne équatoriale régulière. A peine peut-il être question de la formation d'une plaque équatoriale quelconque.

2° De bonne heure, on voit se constituer deux groupements dans l'ensemble des dyades. Tandis que cinq dyades se massent dans le plan équatorial, les cinq autres, du reste indépendantes entre elles, demeurent sur le côté et quelquefois assez loin du premier groupe. Souvent, une ou deux dyades du deuxième groupe voisinent avec l'extrémité du fuseau, alors que le premier groupe est encore dans le plan équatorial (fig. 178-181).

3° Les dyades sont plus contractées que jamais ; leur cohésion est extrême, les éléments de chacune sont littéralement agglutinés.

4° Les relations des dyades et des fibrilles du fuseau se font

de toutes les façons, en sorte que l'insertion au fuseau ne peut renseigner sur la marche de la mitose.

5° A un moment donné, on voit les dyades extrêmement contractées se répartir selon deux plans parallèles au niveau du plan équatorial. Si nous faisons la numération nous comptons 5 dyades dans chaque plan où elles se trouvent, du reste, disposées sans grand ordre (fig. 182). Les dyades sont toujours aussi trapues ; cependant, elles subissent une légère transformation ; au lieu d'être en croix comme auparavant, elles sont maintenant coudées à angle droit, et, quoique la fente de chaque dyade ne soit point discernable, on distingue qu'elles sont formées de deux branches parallèles très épaisses (fig. 183).

6° Plus les dyades à angle droit se rapprochent de leur pôle respectif, et plus elles s'allongent, mieux on reconnaît leur dualité (fig. 186).

7° En somme, les 10 dyades se sont réparties sous la forme de 2 groupes de cinq dyades, dont chacun représente une anse pachytène entière. La mitose s'est réalisée sans aucune division de chromosome ; mais dans les deux noyaux qui se forment, une moitié des chromosomes entiers n'est pas représentée.

SECONDE MITOSE. — Arrivées au sommet du fuseau, les dyades commencent de montrer les transformations habituelles aux chromosomes somatiques, car, dans la matogénèse de *Fasciola*, il existe un stade qui se situe, entre les deux mitoses maturatives. On se reportera aux figures 185-189, pour la représentation du repos intermitotique. Chaque moitié primaire se dédouble lors de l'entrée au noyau du spermatocyte II. Ce qui fait que, dans le noyau, sont visibles, non seulement les chromosomes qui vont servir à la seconde mitose de maturation, mais encore les moitiés longitudinales destinées à la première mitose somatique d'un autre individu, lorsque la fécondation aura été opérée.

A l'issue du stade quiescent du noyau du spermatocyte II, voici ce qui se produit : les deux moitiés secondaires apparues (ou réapparues) à la télophase I, se rapprochent jusqu'à faire

disparaître la fente de la subdivision qui les sépare. La membrane nucléaire disparaît et nous avons affaire de nouveau aux 5 dyades de l'anaphase précédente (fig. 191).

Au cours de la deuxième mitose, les deux anses de chaque dyade sont séparées définitivement : une anse s'éloigne dans une spermatide, sa jumelle dans l'autre spermatide.

Ainsi s'achève à la métaphase II, et là seulement, la séparation des moitiés longitudinales primaires de la dernière anaphase spermatogoniale.

Le tassement polaire II ne se fait que sur 5 anses ; mais par suite de la reconstitution du noyau, chaque anse libère rapidement ses deux moitiés longitudinales et, au moins, au début de son évolution, le noyau de la spermatide montre clairement qu'il renferme 10 anses filamenteuses ayant la structure habituelle aux périodes quiescentes (fig. 193-195).

Après avoir été voilées un certain temps, par compression, dans le noyau du spermatozoïde, elles reparaîtront dans le pronucleus σ . Celui-ci renfermera 10 anses chromosomiques rapprochées deux à deux ; mais il faudra bien se garder de se faire faire pour déclarer que le nombre somatique de *Fasciola* doit être, par conséquent, 20. En réalité, les 10 anses ne contiennent que seulement 5 chromosomes somatiques.

DANS L'OVOGÉNÈSE DE FASCIOLA

Pl. XIII, fig. 166-213.

Comme le testicule, l'ovaire possède une membrane d'enveloppe peu homogène qui se laisse décomposer en un grand nombre de fibrilles. Cette membrane est analogue à une basale épithéliale ordinaire dans laquelle peuvent pénétrer des noyaux appartenant au parenchyme dont les fibres spongioplasmiques viennent aussi se mélanger à cette basale. Elle est tapissée intérieurement de deux ou trois couches de petites cellules qui sont les ovogonies.

Toujours un certain nombre de celles-ci sont en mitose ; elles méritent la même description que les spermatogonies du même animal.

Les cellules dérivant de la dernière mitose ovogoniale sont les ovocytes I ; elles sont reconnaissables non seulement à leur taille qui grandit rapidement, mais aussi aux phénomènes particuliers dont leur noyau est le siège. Au fur et à mesure que les ovocytes augmentent de volume, ils se pédiculisent et pendent dans la lumière de l'ovaire. Ils demeurent longtemps en rapport avec la paroi ovarienne et jusqu'à ce que la période d'accroissement soit terminée. Alors, ils tombent avec la forme ovoïde ; puis, à mesure qu'ils descendent dans l'oviducte, ils s'arrondissent.

L'ovocyte I en pleine croissance offre un assez bel exemple de la formation des mitochondries, sous l'apparence d'une sorte de réseau cytoplasmique péri-nucléaire pourvu de travées de diverse importance et de filaments très avides de colorants (fig. 204). Ces productions ont déjà été signalées par HENNEGUY (1906) qui les assimile aux éléments bacilliformes décrits par GOLDSCHMIDT (1905) dans les ovocytes de *Zoogonus mirus*.

Je ne m'attarderai pas à décrire l'évolution du noyau de l'ovocyte. La prophase de l'ovocyte est ici absolument superposable à celle du spermatocyte. Je rappellerai seulement quelques stades importants.

La dernière anaphase ovogoniale comprend 10 bâtonnets déjà dédoublés dont les moitiés s'écartent à la télophase, de façon à ce que 20 anses filiformes entrent au noyau quiescent. La subdivision s'indique à peine dans ces anses disposées par paires dans la cavité nucléaire.

Au stade leptotène, on assiste à la reconcentration et au rapprochement de ces anses dans chaque paire (fig. 197). Ce qui conduit à la formation de 10 anses pachytènes (fig. 198). Parallèlement à ce rapprochement de moitiés se produit une contraction synaptique qui rapproche les courbures du champ antipolaire et raccourcit considérablement les anses (fig. 199-201).

Au stade strepsitène, les moitiés de chaque anse pachytène s'écartent l'une de l'autre, quoique en demeurant enlacées (fig. 207). Ce stade correspond à la période de grand accroissement de l'ovocyte. Les anses s'allongent considérablement et retiennent peu le colorant.

A la fin de la prophase, au contraire, les anses se raccourcissent d'une façon continue, et donnent des dyades trapues identiques à celles de la spermatogénèse (fig. 202, 203, 205 et 206).

Je n'ai jamais pu assister à l'achèvement de la mitose. Comme mes prédécesseurs SCHUBMANN (1905) et HENNEGUY (1906) je n'ai pas pu voir, dans mes préparations, comment les chromosomes passent dans le premier globule polaire.

Discussion sur les mitoses maturatives

Je m'excuse de donner à cette discussion un développement aussi considérable. Il est certain qu'on trouvera plusieurs redites dans ces pages ; mais je ne pouvais guère m'exprimer autrement, sous peine de compliquer encore plus qu'elle n'est, la question si touffue du mécanisme de la réduction numérique. Rien n'est plus facile que d'y commettre à chaque pas les confusions les plus fâcheuses ; ce que n'ont pas manqué de faire du reste un trop grand nombre d'auteurs. Comme je me suis proposé, à mon tour, d'introduire un peu plus de clarté dans cette question en ramenant à l'unité les interprétations variées, je ne me suis pas trop gêné dans la rédaction. J'ai préféré me répéter que d'être insuffisamment explicite.

Je ne prétends pas passer en revue tous les travaux qui traitent du mécanisme des mitoses maturatives. Je choisirai seulement quelques mémoires où l'analyse des chromosomes a été la principale préoccupation des auteurs. Non tant du reste pour diminuer la valeur de leurs recherches et redresser leurs résultats, que pour fournir plus d'exemples de mon explication et la rendre plus accessible au contrôle.

1. Interprétation de Grégoire pour *Lilium*.

Plus qu'aucun autre, le groupe des Liliacées a été mis à contribution par les botanistes pour ce genre d'études ; aussi, rencontre-t-on un grand nombre de travaux cytologiques sur les mitoses polliniques de ces Monocotylédones. Je rappellerai rapidement quel était l'état de la question, lorsque GRÉGOIRE entreprit ses recherches (1899).

Les chromosomes se présentent à la fin de la prophase I, sous forme de dyades qui sont dissociées en leurs éléments à la métaphase.

Ces éléments remontent vers les pôles sous la forme de V, et c'est le mode d'acquisition de cette forme qui, en somme, sépare ces auteurs. Deux opinions sont en présence :

1^o Pour Miss SARGANT, la formation des V de l'anaphase s'acquiert *par recourbement progressif*, lorsque les chromosomes-filles remontent vers les pôles. A l'équateur de la seconde mitose, ils subissent une division longitudinale qui les partage en deux V-filles.

2^o Pour GUIGNARD (1899), les chromosomes-filles subissent lorsqu'ils se séparent, l'un de l'autre, une division longitudinale incomplète, et c'est par ce moyen qu'ils acquièrent la forme de V. Lors de l'achèvement de la seconde mitose, les V *se rompent à leur angle*, et fournissent ainsi les chromosomes-filles de la seconde mitose.

Comme on voit, il s'agissait pour GRÉGOIRE, de trancher le point de savoir si ces V sont dus à une courbure ou bien s'ils naissent par la division incomplète d'un bâtonnet. Je prendrai la liberté de citer l'ensemble de ses conclusions :

« 1^o Le peloton se divise d'abord longitudinalement en deux moitiés entrelacées, et ensuite transversalement en 12 chromosomes isolés. Ceux-ci sont donc constitués de deux moitiés longitudinales.

2^o Les chromosomes atteignent leur forme définitive non pas

grâce à un repliement sur eux-mêmes, mais en se raccourcissant et en s'épaississant à mesure.

3^o Ils ne se courbent pas non plus en se plaçant au fuseau, mais ils s'attachent en un point quelconque de leur longueur, le plus souvent par un de leurs bouts.

4^o Les chromosomes s'insèrent au fuseau de manière à superposer les chromosomes-filles dans le plan axial.

5^o Ces derniers subissent avant la dislocation de la couronne équatoriale une nouvelle division longitudinale, déjà ébauchée à un stade antérieur. C'est ce phénomène qui leur donne la forme de V, sous laquelle ils se retirent vers les pôles.

6^o Cette seconde division longitudinale s'achève souvent durant le retour polaire.

7^o Les chromosomes-filles de la première cinèse conservent leur individualité dans le noyau reconstitué.

8^o Ils reparaissent avec leur forme caractéristique de V au début de la seconde cinèse.

9^o Ces V, sans subir de nouvelle division longitudinale, fournissent en se brisant à leur angle, les chromosomes-filles de la seconde cinèse.»

Au sujet de la constitution des chromosomes, cette description tombe d'accord avec les résultats obtenus dans *Sabellaria*, *Lanice*, *Ophryotrocha*, *Fasciola*. Mais, dès le 5^e paragraphe de ces conclusions, je me sépare complètement du savant belge.

A mes yeux, *les dyades ne sont pas dissociées*, comme on le croit, *à la métaphase de la première mitose*. J'espère prouver ceci sur les figures mêmes de GRÉGOIRE

1^{re} MITOSE. — Selon moi, les figures 13, 14, 15, 16, 18, ainsi que 19 *a* et 19 *d* sont en continuité ; même la figure 19 *d* doit venir directement après la figure 15, et ne représente pas, comme le pense GRÉGOIRE, une figure anaphasique.

Il faut, en effet, faire ici un certain nombre de distinctions, parce qu'il a été confondu beaucoup de formes de chromosomes qui n'étaient pas identiques. Reprenons la série de GRÉ-

GOIRE. Les figures 12, 13, 14, 15 se suivent très bien, et 16 *a* vient directement après elles. Mais ensuite, il faut passer aux figures 18 *a, b, c, d, e, f*, ainsi qu'à 19 *a*.

Quant à 19 *b*, 19 *c*, c'est tout autre chose. Tandis que les premières appartiennent à la fin de la prophase et au début de la métaphase, celles-ci correspondent à la fin de la métaphase et même au début de l'anaphase, et elles n'ont pas du tout la même valeur, comme on va voir.

Il faut se rappeler ce qui se passe dans l'ovogénèse de *Sabellaria* à pareille époque. La métaphase est très compliquée : les dyades, dont chaque élément est déjà divisé, finissent par se ranger en deux plaques horizontales, où chacune se dissocie, non d'une façon dicentrique, mais d'un même côté du plan équatorial. S'il existe 8 *dyades primaires*, comme dans *Sabellaria*, en même temps qu'elles se répartissent en deux groupes de 4, chacune se résout en *deux dyades secondaires* du même côté du plan équatorial. De plus, les deux plaques horizontales renfermant chacune 8 dyades secondaires, à la fin de la métaphase, se rapprochent l'une de l'autre jusqu'à accollement des extrémités libres des chromosomes d'une plaque avec celles des chromosomes de la plaque opposée. Alors, on a la production de sortes d'anneaux, *par opposition passagère* de dyades secondaires en forme de V doubles. D'où les figures 19 *b* et 19 *c* de GRÉGOIRE. Pour la figure 17, elle représente des dyades secondaires qui ont été dessinées incomplètement ou qui, ayant subi une contraction plus énergique, ont eu leurs branches violemment rapprochées, jusqu'à disparition de la fente longitudinale.

Quant à la figure 19 *d*, elle est, au contraire, de la fin de la prophase, et doit être intercalée après la figure 15. Comment GRÉGOIRE peut-il penser que ces deux énormes dyades sont « certainement deux chromosomes-filles, dérivés du même chromosome-mère », c'est-à-dire d'une dyade primaire ? Comment n'est-il pas arrêté par la ressemblance frappante de ces *éléments entrelacés* avec ceux des dyades des figures 13 et 14

de la même planche ? Mieux que toute autre, la figure 19 *d* montre combien est insuffisante l'interprétation de GRÉGOIRE pour de semblables métaphases.

Les *V caudés* de GRÉGOIRE ne sont certainement pas équivalents à une dyade dont chaque élément est en train de subir une division longitudinale. Ce sont *deux dyades secondaires* rapprochées et comme écrasées l'une sur l'autre, et qui ne dérivent pas de la même *dyade primaire*. Ils représentent, non des chromosomes jumeaux en train de s'écarter en se clivant, mais *des chromosomes homologues clivés que les mouvements cytoplasmiques ont rapprochés transitoirement*, et qui, du reste, ne tardent pas à s'éloigner l'un de l'autre définitivement. J'en dirai autant des figures analogues de STRASBURGER et de MOTTIER.

2^e MITOSE. — La façon dont GRÉGOIRE représente les chromosomes de l'anaphase I, qui sont les mêmes que ceux de la prophase II, ne me semble pas non plus exacte. Il les interprète comme s'ils étaient deux bâtonnets rectilignes encore soudés à leur extrémité polaire ; le résultat de la seconde mitose serait de briser les sortes de V à leur angle.

Dans la réalité, au contraire, les chromosomes de la seconde mitose sont aussi des V doubles, des croix pourvues de 4 branches à peu près égales. Je considère les chromosomes des figures 38, 39, 40, comme incomplètement représentés. A moins que, chez le *Lys*, les chromosomes se déforment en remontant vers les pôles ; l'une des branches des V se raccourcissant considérablement par rapport à l'autre.

Mais il y a plus. La seconde mitose n'a pas pour résultat de distribuer aux pôles des chromosomes simples. Les chromosomes remontent à l'anaphase sous la forme de *paires*. Autrement dit, *la seconde mitose répartit de part et d'autre du plan équatorial un nombre égal de dyades secondaires*.

Il me semble bien que dans les figures 38, 39 et 40 de GRÉGOIRE, l'existence de ces dyades est suffisamment indiquée. Le critère de l'insertion des chromosomes au fuseau, dans la

plaque équatoriale, n'aurait-il aucune valeur, et serait-il cause des erreurs commises dans l'interprétation des mitoses polliniques de *Lilium* ?

2. Interprétation de Janssens chez *Batrachoseps* ♂.

En apparence, la question des mitoses maturatives est chez les Batraciens, beaucoup plus avancée que dans les autres groupes animaux. Les chromosomes sont, en général, de très grande taille, et, au moment de la première mitose plus aisément déchiffrables qu'ailleurs. Aussi trouve-t-on dans la littérature cytologique de nombreuses et belles figures des noyaux à la période de maturation. Cependant, si on regarde d'un peu plus près, on s'aperçoit que l'interprétation qui a été donnée de ces belles figures ne possède pas encore le degré de clarté exigible.

D'ailleurs, tous les auteurs qui ont étudié les Batraciens à cet égard, partent du nombre 24 comme nombre somatique. De plus, ils possèdent sur le moment et sur la nature du dédoublement chromosomique en général, des idées insuffisantes, sinon erronées. Il est intéressant de reprendre l'étude des mitoses maturatives, en tenant compte des notions que j'ai introduites récemment et où m'ont conduit des observations minutieuses sur les Annélides et les Trématodes.

Parmi les travailleurs actuels, JANSSENS est peut-être celui qui apporte le plus de sincérité dans la figuration des phénomènes, et qui a accumulé le plus de matériaux en vue du solutionnement du problème réductionnel. Surtout la série du *Batrachoseps* ♂, répartie en trois mémoires (1903, 1905, 1909) est l'une des plus remarquables en ce genre de recherches. Mais, si toutes les figures témoignent d'une véritable perfection cytologique, je ne crois pas que l'interprétation qui en a été fournie soit absolument adéquate. Sur les planches mêmes de JANSSENS, je vais essayer de dégager ce qui me paraît correspondre à la réalité.

Tout d'abord, je dois rappeler brièvement la description du savant zoologiste. Dans les grandes lignes, elle ne diffère pas de celles qui ont été données par les autres défenseurs de la conjugaison des chromosomes.

DESCRIPTION DE JANSSENS. — Il y a persistance de l'individualité des chromosomes pendant le stade de repos consécutif à la dernière mitose spermatogoniale. Dans le noyau au repos apparaissent des filaments minces qui subissent bientôt un commencement d'orientation vers le côté du noyau où se trouve la sphère. C'est ce que l'auteur appelle l'indication du BOUQUET GRÊLE OU LEPTOTÈNE.

Puis, ces filaments s'épaississent du côté de la sphère, tandis que de l'autre côté, ou pôle distal, on continue à observer des filaments minces. C'est le stade de *bouquet amphitène*. Il est extrêmement probable que les filaments leptotènes sont autant de chromosomes somatiques ; ils représentent les chromosomes des télophases des dernières mitoses goniales.

Déjà, à la fin du bouquet leptotène, on trouve des noyaux dans lesquels les parties proximales des anses sont très souvent associées deux à deux, sans qu'il y ait cependant de soudures à observer. C'est à partir de ce moment que se réalise la conjugaison parallèle. L'accolement commence au pôle proximal du noyau et monte lentement jusque dans la région distale. Le résultat de l'accolement est la formation d'anses épaisses dites *pachytènes* qui conduit au stade du *bouquet parfait* ou bouquet épais. Chaque anse épaisse résulte donc de l'accolement de deux chromosomes spermatogoniaux.

Pendant ce stade, les anses affectent successivement deux orientations différentes par rapport à la sphère :

1° Les anses du bouquet ont leurs extrémités libres tournées vers la sphère : *bouquet orienté*.

2° Le noyau subit une déviation par rapport à la sphère, et les anses occupent bientôt une situation qui est à angle droit avec celle du bouquet orienté : BOUQUET TRANSVERSE.

Puis, le bouquet se déforme : les anses se clivent longitudina-

lement, et leurs moitiés longitudinales se séparent complètement, tout en constituant des paires bien indiquées. Dans cette situation, elles se raccourcissent peu à peu et se rapprochent de la sphère. Elles constituent des dyades hétérotypiques dont chacune représente deux chromosomes différents des mitoses somatiques.

Alors, a lieu la mise au fuseau de la première mitose de maturation, au cours de laquelle les dyades sont dissociées en leurs éléments. « Il est donc très probable que les deux spermatoctes II reçoivent chacun 12 chromosomes des dernières cinèses spermatogoniales. » (JANSSENS).

Le mécanisme de la première mitose avait déjà été minutieusement étudié par JANSSENS dans son mémoire de 1903. Il admettait alors qu'elle sépare purement et simplement les branches de chaque dyade. En 1909, il revient sur la question de la valeur des chromosomes de la première mitose. Sous le titre : « *Théorie de la Chiasmotypie* », il donne une nouvelle interprétation des mitoses de maturation. Le mémoire est très curieux, quoique assez obscur. Il a surtout le mérite de montrer qu'aucun des schémas proposés jusqu'à ce jour n'est entièrement satisfaisant.

JANSSENS nous fait voir plus profondément que les autres critiques du schéma proposé par GRÉGOIRE, le malaise qui règne actuellement autour de la première mitose, au sein même des partisans de la conjugaison parallèle. Ainsi, je ne puis qu'applaudir à la remarque suivante : « Nous avons pu trouver dans nos préparations et dans les figures des auteurs certaines indications qui nous font penser que les dyades n'ont souvent pas été assez scrutées et qu'elles recèlent encore des secrets ». — Malheureusement, l'idée directrice de ce travail extrêmement poussé, me paraît à la fois inutile et dangereuse.

Sa thèse nouvelle se ramène à ceci : 1^o La première mitose ne comporte pas un clivage équationnel des V à l'anaphase ; 2^o « Il faut admettre qu'aux anaphases d'une même dyade

les filaments rétracteurs de la première cinèse de maturation entraînent aux pôles *des segments de chromosomes entiers* et, d'autre part, *des filaments provenant de chromosomes clivés longitudinalement à l'équateur.* »

Ces conclusions sont extrêmement compliquées. Je pense qu'il ne faut pas tomber dans l'excès analytique, ni saisir la question des chromosomes par ses plus minimes détails morphologiques.

NOUVELLE INTERPRÉTATION DU BATRACHOSEPS σ , D'APRÈS
LES FIGURES DU PROFESSEUR JANSSENS.

1. Les 24 filaments leptotènes que présente le noyau du spermatocyte I au début de la prophase sont des moitiés longitudinales de chromosomes somatiques. Ceux-ci étaient déjà divisés lors de la dernière télophase goniale et persistaient, dans ces conditions, à travers le dernier repos gonial.

2. Au cours de l'*anamitose*, les 24 moitiés se rapprochent graduellement jusqu'à la formation de 12 anses pachytènes orientées normalement, c'est-à-dire avec la courbure dans le champ polaire et les extrémités libres dans le champ opposé (pôle proximal).

3. Les 12 anses pachytènes s'allongent, et *la fente longitudinale* qui était réduite à une simple indication dans les anses pachytènes, s'élargit au point que les moitiés se séparent presque complètement l'une de l'autre, tout en continuant de constituer des paires bien distinctes à l'intérieur du noyau.

4. En même temps, le noyau commence à être le siège de mouvements particuliers qui se traduisent d'abord par la désorientation des anses pachytènes ramenées à leurs éléments constitutifs.

5. La désorientation est le prélude du phénomène suivant, dont l'importance est capitale. Chaque anse pachytène, à l'état d'anse dédoublée, s'accouple avec son homologue, dans le fond de la région proximale ou antipolaire, par ses extré-

mités. Le noyau est alors occupé, non plus par 12 anses pachytènes, mais par 6 couples d'anses pachytènes.

6. Ces couples se contractent et se raccourcissent. La fente, très large encore, de chaque anse pachytène, se rétrécit progressivement et bientôt a lieu la mise au fuseau.

7. Les couples épais et trapus sont alors disposés selon le grand axe fusorial, et ils affectent la forme d'anneaux grossiers, chez lesquels il est facile de reconnaître les segments constitutants. La première mitose sépare les demi-anneaux qui représentent chacun une anse pachytène. Or, nous savons qu'une anse pachytène correspond à un chromosome somatique, dédoublé longitudinalement il y a longtemps, mais dont la division ne peut s'achever à l'intérieur du spermatocyte I.

8. De la sorte, six anses doubles se trouvent à l'anaphase de part et d'autre du plan équatorial. Le nombre réduit de *Batrachoseps* est de 6.

9. Une complication secondaire, peu importante en soi, mais qui peut égarer les observateurs soucieux de dénombrer exactement les chromosomes, peut surgir dès la métaphase I. Les moitiés longitudinales de chaque anse pachytène en train de remonter, peuvent se séparer nettement l'une de l'autre, et se diviser longitudinalement à leur tour. Cela n'est surprenant qu'en apparence.

En effet, pendant la prophase, les moitiés des dyades peuvent présenter déjà, pour leur compte, les signes d'une autre division longitudinale, soit d'une *subdivision*. Elle a été signalée par certains auteurs sous le nom de *seconde division longitudinale*, dans des cas identiques. Mais elle ne caractérise pas seulement la première mitose maturative. J'ai montré récemment (1911) qu'on la rencontre dans toutes les mitoses somatiques, et chez *Salamandra* et *Allium cepa* entre autres, qu'elle fonctionne à la métaphase, concurremment à la division proprement dite. Tandis que la *division* opère l'éloignement dicentrique des chromosomes à cette époque, la *subdivision*,

ou seconde division longitudinale, double le nombre des anses de part et d'autre du plan équatorial.

Dans la figure 14 du mémoire de 1903, JANSSENS représente 12 anses doubles, en forme de croix à la télophase 1. Bien que je n'en puisse nullement fournir la preuve matérielle, le suis convaincu que ces 12 croix sont dues à l'efficacité de la seconde division, à la fin de la métaphase ou au début de l'anaphase. Dans les figures 4 et 5, JANSSENS décrit la constitution intime des dyades peu de temps avant leur raccourcissement ; elles sont creusées irrégulièrement, comme si elles s'étaient alvéolisées. J'ai montré dans la première partie de ce mémoire que la prétendue alvéclisation chromosomique est toujours l'indice d'une division longitudinale, celle-ci se réalisant de façon à fournir une double spirale filamenteuse aux dépens de chaque chromosome. Donc, avant la mise au fuseau, les moitiés des anses pachytènes sont déjà divisées, et il ne serait pas étonnant que cette division se réalisât ici dès le début de l'anaphase.

Si JANSSENS avait fait la numération des anneaux, tels que ceux représentés dans les figures 10 et 11 du travail de 1903, il serait bien plus facile aujourd'hui d'établir le mécanisme de la première mitose chez ce Batracien. De deux choses l'une, en effet : ou bien on trouve 12 de ces figures, ou bien il y en a 6 seulement. Mon opinion est que l'on ne doit en compter que 6, car elles résultent chacune selon moi de l'accouplement de deux anses pachytènes.

En résumé, d'après JANSSENS, la première mitose sépare, dans chaque anse pachytène, les moitiés longitudinales préformées, dont chacune a la valeur d'un chromosome somatique.

J'ai montré, au contraire, qu'elle sépare une anse pachytène entière d'une autre anse pachytène entière.

Pour JANSSENS, chaque élément de la dyade montre à la fin de la prophase I une fente longitudinale qui s'agrandit à l'anaphase I et qui n'est autre que la division longitudinale destinée à s'achever à la métaphase II. Pour moi, cette fente n'est pas

destinée à la seconde mitose. La première mitose se fait sans intervention de division longitudinale de chromosomes. La fente que renferme les anses pachytènes n'est pas l'indice d'une division devant s'achever à la première mitose ; les moitiés des anses pachytènes ne sont dissociées définitivement qu'à la métaphase II.

Pour JANSSENS, les figures 9, 10, 11, 13, et 14 du mémoire de 1909 représentent une seule anse pachytène dédoublée et subdivisée. Pour moi, au contraire, ces figures représentent deux anses pachytènes accouplées par leurs extrémités. Même la figure 13 montre la croix évidée, si caractéristique, que j'ai décrite à propos de *Sabellaria* σ .

Il existe dans la prophase I un stade très intéressant qui a échappé à la sagacité de JANSSENS. Entre le stade de la figure 60 et celui de la figure 64 (mémoire de 1905), il s'est passé quelque chose. Les moitiés longitudinales des anses pachytènes déjà accouplées (ou opposées) se sont rapprochées en se contractant fortement. Il en résulte que la fente des anses pachytènes a presque complètement disparu ; c'est elle que nous retrouvons dans les figures 9, 10, 11 et 13 (1909) sous forme d'une faible indication et que JANSSENS a prise pour la *seconde division*. Les auteurs en général, ont confondu ce vestige d'une fente ancienne avec l'ébauche d'une autre.

Telles sont à propos de *Batrachoseps* σ , les différences qui existent entre l'interprétation de JANSSENS et celle que je propose aujourd'hui. Je le répète, la façon la plus rapide d'arriver à la certitude serait de bien faire le relevé du nombre des anneaux à la métaphase ou, si cela est impossible, celui des couples d'anses pachytènes à la fin de la prophase. Il faut souhaiter que dans l'intérêt de la science, JANSSENS lui-même, entreprenne de revoir ses préparations à cet égard.

CAS DES TRITONS σ . — D'après les figures données par JANSSENS (1901), il semble bien que l'on n'a pas ici d'accouplement des anses pachytènes, comme chez *Sabellaria* σ et peut être *Batrachoseps* σ . Chaque anse pachytène, sous la forme

d'une dyade tordue, se place au fuseau d'une façon indépendante.

A ce point de vue, les figures de JANSSENS correspondent de près à celles que GRÉGOIRE (1899) a données pour le Lys. Chaque dyade subit pendant la métaphase une dissociation incomplète qui lui confère une physionomie assez variable. Les deux branches peuvent acquérir chacune la forme d'un V et s'opposer l'une à l'autre dans une certaine mesure ; on obtient ainsi des sortes de petits anneaux simples et trapus qui ont trompé la généralité des auteurs. Ceux-ci ont cru que, dans ces conditions, les dyades devaient nécessairement se démembrer à la métaphase I. Des figures comme 13 l de JANSSENS (1901) ne montrent-elles pas le fait à peu près accompli ?

J'ai étudié des formes voisines dans la première mitose de l'ovocyte de *Sabellaria*. Après un examen minutieux et plus d'une fois repris, je suis arrivé à la conclusion que les changements de forme qui affectent les dyades à ce moment ne sont pas en rapport avec la séparation de leurs branches. Ils résultent simplement des mouvements des chromosomes et de la résistance qu'ils rencontrent dans le cytoplasme. Tout au plus, ces formes de dyades témoignent-elles de l'incertitude qui doit régner, au moins un moment, sur cette métaphase I.

3. Interprétation de Carnoy et Lebrun dans les Tritons ♀.

Le nombre des chromosomes de la première mitose est 12. Chacun est une dyade dont les éléments montrent à la fin de la prophase une division longitudinale qui, du reste, disparaît de bonne heure. L'anaphase séparerait les éléments de la dyade chez lesquels la fente longitudinale voilée reparait. En sorte que l'anaphase comporte, non 12 anses simples, mais 12 paires d'anses. Ces 12 paires sont portées au fuseau de la mitose II ; le second globule polaire reçoit 12 chromosomes et il en reste 12 dans l'ovotide. Le nombre réduit est 12.

Enoncés de cette façon, les résultats paraissent avoir été

obtenus facilement. Il s'en faut cependant qu'il en ait été ainsi. Le texte de CARNOY et LEBRUN (1899) témoigne, au contraire, des grandes difficultés qu'ils ont rencontrées dans leur analyse.

Dans ce mémoire, ils décrivent très longuement « la multiplicité des couronnes équatoriales », et il est manifeste qu'ils ont

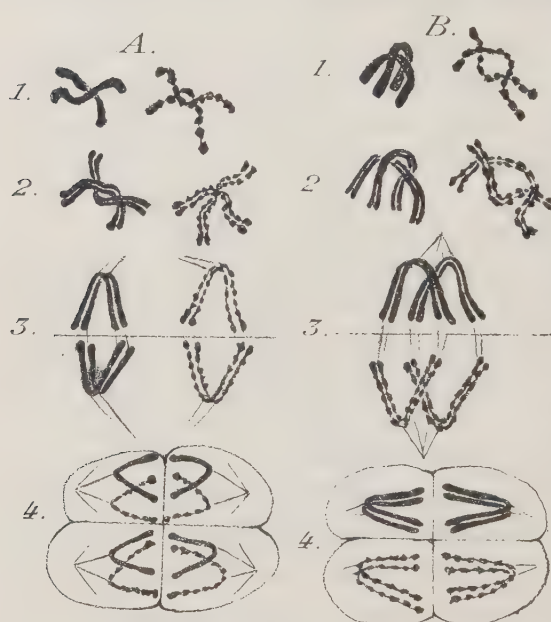


Fig. 1. L'Hétérotypie chez les Tritons ♀.

A. D'après Carney et Lebrun; B. Nouvelle interprétation.

1. Dyades hétérotypiques. 2. Dyades subdivisées. 3. Anaphase I. 4. Anaphase II.

éprouvé beaucoup de peine à rattacher tous les aspects métaphasiques les uns aux autres, puis à les relier à ceux de l'anaphase.

L'insuffisance de l'explication qui implique la séparation dicentrique des éléments de la dyade à la métaphase I, apparaît ici clairement.

L'année suivante, dans leur travail « *La vési-*

cule germinative et les globules polaires chez les Batraciens » (1900), voici ce qu'ils disent à propos de la mitose I dans l'ovocyte de *Bufo vulgaris* : « La figure 58 réalise la couronne équatoriale à bâtonnets réguliers distribués sur le pourtour du fuseau; seulement les ouvertures des V ne sont pas régulièrement tournées vers l'extérieur du fuseau et leur coude vers le centre; les chromosomes paraissent plutôt se mouvoir en tous sens.

« Nous ne connaissons rien de ce qui se passe à l'équateur

à partir de ce moment ; les bâtonnets se divisent-ils longitudinalement, ou bien ne se divisent-ils pas du tout ? Nous n'avons pas jusqu'ici rencontré de figures qui pourraient nous renseigner sur les phénomènes qui s'accomplissent avant le retour vers les pôles. Mais, si nous considérons les figures qui suivent le retour des chromosomes vers les pôles et le nombre des bâtonnets qui restent dans l'œuf après l'expulsion du premier globule polaire, nous aurions de bonnes raisons de croire qu'il ne s'opère aucune division, mais que la moitié du nombre des bâtonnets de la couronne équatoriale est expulsée dans le globule polaire, tandis que les bâtonnets restant dans l'œuf fourniraient les chromosomes de la seconde figure. » J'ajoute que les chromosomes dont CARNOY et LEBRUN croient qu'ils se répartissent moitié vers un pôle, moitié vers l'autre, sont des dyades typiques, en forme d'*oiselets* comme chez les Tritons ♀.

Cet extrait des auteurs belges est très intéressant, parce qu'ils ont eu l'intuition de ce que je crois être applicable à la généralité des espèces animales et végétales, à savoir :

1^o Il ne s'opère à la métaphase I aucune dissociation dicentrique des dyades ;

2^o La moitié du nombre des dyades est expulsée dans le premier globule polaire.

Apparemment, les phénomènes sont bien plus compliqués dans l'ovogénèse des Tritons, mais le mécanisme ne diffère pas au fond. Je ne veux pas insister exagérément sur ces travaux excellents pour l'époque, mais qui auraient besoin d'être repris. Je me contenterai d'indiquer de quelle façon, il faudrait interpréter les figures de CARNOY et LEBRUN pour satisfaire aux notions nouvelles.

Le nombre des chromosomes qui se placent au fuseau I, est le nombre normal somatique, 12. Ce sont des anses pachytènes raccourcies, dont les moitiés longitudinales montrent la subdivision.

Très contractées au début de la formation de la plaque équatoriale, elles subissent un commencement de détente qui

a pour résultat leur dissociation. Jusqu'à ce stade, elles sont disposées sans ordre apparent, elles tendent alors à se disposer en deux plans superposés ; et, en même temps, chacune se résout en deux paires d'anses du même côté du plan équatorial. De sorte qu'à l'anaphase, on a deux lots de 12 paires d'anses. Chaque lot comprend 6 dyades primaires qui, en se décomposant, fournissent 12 dyades secondaires.

Il reste 12 dyades secondaires dans l'ovocyte après l'expulsion du premier globule polaire, soit 6 dyades primaires, c'est-à-dire le nombre réduit. La mitose II éloigne 6 dyades secondaires dans le deuxième globule polaire. Il en reste 6 dans l'ovotide ; bien qu'il existe en réalité 12 chromosomes plus ou moins rapprochés dans chaque paire, le nombre réduit n'en est pas moins 6. On s'en aperçoit mieux lorsqu'on a affaire à des espèces à petits chromosomes ; alors, les chromosomes sont très rapprochés et la numération, au moins à cet égard, est plus facile, plus certaine aussi.

4. Interprétation de Vejdowsky et de Bonnevie.

VEJDOWSKY pense pouvoir affirmer en toute certitude qu'il se produit une véritable conjugaison parallèle des chromosomes, en rapport avec une fusion complète de la substance des éléments appariés. Les chromosomes au sortir du fusionnement pachytène ne sont plus les mêmes que ceux que les cytes avaient reçu des gonies. Or, pendant le stade pachytène, le nombre des chromosomes tombe à $\frac{n}{2}$. Ce nombre réduit persiste jusqu'à la fin des phénomènes de maturation, les mitoses maturatives étant toutes deux équationnelles.

Cette opinion est aussi celle de BONNEVIE. Les deux auteurs présentent ceci de remarquable, c'est que, tout en démontrant l'existence d'un appariement chromosomique au début de l'évolution spermatocytaire, fait que MEVES se refuse encore à admettre, ils pensent, comme le cytologue alle-

mand, que les deux mitoses maturatives sont équationnelles.

La *Nereis limbata* présente d'après BONNEVIE (1908²) 14 chromosomes à la fin de la prophase I. Si j'ai bien compris sa pensée, ces dyades se dissocient en leurs éléments à la métaphase I. Comme les éléments des dyades étaient divisés, les chromosomes anaphasiques sont par paires. Ces paires sont dissociées en leurs éléments à la métaphase II.

Le matériel étudié par BONNEVIE se rapproche beaucoup de celui des Tritons σ , au moins, si je m'en rapporte aux figures de JANSSENS (1901). En examinant les dessins de BONNEVIE, je ne suis nullement convaincu que les dyades sont dissociées à l'anaphase I ; je ne vois même pas du tout comment l'auteur peut passer de la figure 11 à la figure 12. Je pense que les dyades remontent entières vers les pôles, en changeant de forme selon les degrés de l'ascension. Pendant qu'elles s'éloignent du plan équatorial, elles se résolvent chacune en deux dyades secondaires. En somme, tout s'explique ici comme chez *Sabellaria* φ ; la complication apparente des formes à la fin de la prophase I ne doit pas nous arrêter.

5. Les divisions de maturation dans l'œuf d'*Aplysia punctata* d'après Janssens (1904).

Ce matériel est absolument identique à celui de la *Nereis limbata* étudié par BONNEVIE et provoque les mêmes remarques. Les figures 4, 5 et 6 représentent des chromosomes de la fin de la prophase, ou au début seulement de la métaphase. Les chromosomes des figures 5 et 6 sont des dyades dont les branches dédoublées ne sont nullement destinées à s'opposer dicentriquement à la première mitose.

Plus tard, elles se séparent, mais du même côté du plan équatorial pour une dyade donnée. Alors survient un mouvement qui marque la fin de la métaphase et qui rapproche les deux couronnes l'une de l'autre. C'est au cours de ce mouvement qu'on obtient les figures 7 et 8. On a alors opposition de deux

moitiés primaires dédoublées appartenant à deux dyades différentes et homologues.

La figure 9 de JANSSENS représente l'anaphase. A chaque pôle, nous voyons deux paires d'anses entièrement représentées, qui correspondent à une seule et unique dyade, soit une anse pachytène.

A la métaphase de la seconde mitose, ces paires d'anses se comportent comme un seul chromosome non dédoublé. Ainsi dans la figure 14 de cet auteur, bien que la position des paires de chromosomes à l'équateur semble forcer l'observateur à admettre qu'elles seront dissociées en cet endroit, elles gardent, au contraire, leur nature d'anses dédoublées, à travers toute l'anaphase. La figure de tassement polaire II comprend des couples d'anses, non des anses simples.

Ce qui revient à dire que la *subdivision* apparue dans les chromosomes de la mitose I ne sera achevée qu'à la métaphase de la première mitose somatique consécutive à la fécondation.

5. Interprétation de Matschek chez les Copépodes ♀ (1909).

A la fin de la prophase I. les chromosomes se présentent sous la forme de tétrades comportant une fente longitudinale et une fente transversale. La fente transversale ne joue aucun rôle dans la maturation ; donc, ces tétrades apparentes sont, en réalité, identiques aux dyades décrites ailleurs. A la métaphase, une semblable tétrade se trouve d'un côté du plan équatorial, une autre tétrade de l'autre côté, et exactement superposée. C'est ce que l'auteur appelle une *figure bisériale* ; le nombre des figures bisériales représente le nombre réduit. A l'anaphase, la figure bisériale disparaît par suite de l'éloignement des deux tétrades l'une de l'autre.

Cette description est très intéressante. Malheureusement MATSCHECK (1909) n'est pas fixé sur l'origine de ses tétrades. Si, comme la chose paraît évidente, chaque tétrade représente une anse pachytène, c'est la confirmation de mon idée sur le

mécanisme de la mitose I. La *figure bisériale* de MATSCHKER ne serait autre que le couple d'anses pachytènes que j'ai décrit chez *Sabellaria* ♂.

GRÉGOIRE (1910) voit au contraire, dans la figure bisériale, une anse pachytène unique, dont les moitiés sont sur le point de se séparer.

7. Cas du *Zoogonus mirus* Lss.

Le cas du *Zoogonus* est très intéressant pour plusieurs raisons. D'abord, parce que GOLDSCHMIDT, le premier auteur qui ait entrepris chez cet animal l'étude des mitoses maturatives, a cru y reconnaître un mode tout particulier de réduction numérique, qu'il désigna sous le nom de *Primärtypus*. Ensuite, parce que les deux auteurs qui sont venus après lui, bien qu'ayant fait leurs observations sur les préparations mêmes qui ont servi à GOLDSCHMIDT, et bien que tous deux défenseurs de la théorie de la conjugaison parallèle des chromosomes, sont arrivés à des résultats entièrement différents, non seulement vis-à-vis de GOLDSCHMIDT, mais encore l'un par rapport à l'autre.

GOLDSCHMIDT, en 1905, établit pour la première fois le nombre somatique de *Zoogonus* ; il compte 10 chromosomes. A la métaphase de la première mitose, les 10 chromosomes subissent la division longitudinale *comme dans une division somatique*, et le premier globule polaire reçoit 10 chromosomes. A la métaphase de la deuxième mitose, les 10 chromosomes restés dans l'ovocyte de second ordre se séparent en deux groupes : cinq vont au deuxième globule polaire, cinq demeurent dans l'ovotide.

A. et K. E. SCHREINER, en 1908, donnent la description suivante : la métaphase de la première mitose comporte 12 chromosomes, mais ces 12 chromosomes sont bivalents et résultent de la conjugaison parallèle de 24 chromosomes somatiques monovalents. Le nombre 12 doit être considéré comme représentant le nombre réduit,

Enfin, en 1909, GRÉGOIRE, toujours d'après les préparations de GOLDSCHMIDT, arrête le nombre somatique à 12. Au cours de la prophase de la première mitose se réalise la conjugaison parallèle en 6 dyades ou *gemi*ni. *La première mitose dissocie en leurs éléments constitutants les 6 gemi*ni ; et, à la seconde mitose, les éléments eux-mêmes se dédoublent comme dans une mitose ordinaire.

Je n'ai pas eu entre les mains de préparations de *Zoogonus*. Mais cet objet a été étudié si minutieusement, et les moindres aspects des phénomènes ont été discutés de si près, que j'ai pu me passer de l'observation directe. Les dessins qui accompagnent les Mémoires des auteurs précédents m'ont seuls servi.

Avec GRÉGOIRE, je pense que la métaphase somatique de *Zoogonus* comporte réellement 12 anses chromosomiques. Mais comme j'ai montré que le nombre des anses de la fin de la prophase est double du nombre somatique, ce dernier doit être 6 et non pas 12. A la dernière anaphase goniale, on a donc 6 chromosomes, ou 6 paires de chromosomes, qui entrent dans la reconstitution télophasique du noyau. Les 12 moitiés obtenues, dès cette époque, grâce à l'anticipation de la division longitudinale, persistent pendant toute la durée du dernier repos gonial en dessinant 6 paires de filaments minces qui ne cessent jamais complètement d'être parallèles l'un à l'autre dans chaque paire.

A la prophase qui suit immédiatement et qui est celle du cyte I, la substance chromosomique se concentre. Le parallélisme redevient plus évident dans chaque paire qui existait déjà à la télophase précédente, et détermine alors les aspects qui ont servi à édifier la théorie de la copulation latérale.

Les chromosomes jumeaux se rapprochent insensiblement en s'épaississant, et le rapprochement peut aller jusqu'au contact. Mais ils demeurent toujours séparés l'un de l'autre par une mince fente qui représente la division longitudinale déjà visible à la télophase précédente. Les 6 paires se raccourcissent et affectent bientôt l'aspect classique des dyades maturatives.

Ces 6 dyades, où la division longitudinale est *suspendue*, prennent part à la première mitose de la façon suivante : contrairement à l'opinion des observateurs du *Zoogonus*, *elles ne sont pas dissociées en leurs éléments* ; elles sont réparties tout entières en deux groupes anaphasiques de 3 dyades.

Pendant qu'elles s'éloignent du plan équatorial, les deux chromosomes qui les constituent et qui sont les moitiés longitudinales primaires d'un même chromosome somatique, se séparent l'un de l'autre. De plus, au moins dans l'ovogénèse, chaque chromosome de la dyade, c'est-à-dire chaque moitié primaire, subit en même temps le dédoublement longitudinal à ce moment. En sorte que, chaque dyade, en se décomposant, fournit 2 paires d'anses chromosomiques, soit de moitiés secondaires. Et l'on compte ainsi 12 chromosomes dans les ovocytes de second ordre. Mais il ne faut pas s'y tromper : *on n'a toujours affaire qu'à trois chromosomes somatiques*. Seulement, ces trois chromosomes ont subi une double division longitudinale ; et la première est sur le point de s'achever. C'est, en effet, ce qui arrive à la métaphase de la seconde mitose, qui sépare définitivement les chromosomes jumeaux de chaque dyade.

Comme ils sont tous dédoublés déjà, l'anaphase de cette mitose comporte *trois paires d'éléments chromosomiques à chaque pôle*. Le nombre réduit du *Zoogonus* est 3, et non pas 6.

Trois chromosomes dédoublés entrent dans la constitution de chaque pronucleus. Chaque pronucleus apporte *six moitiés* chromosomiques toutes préparées à la plaque équatoriale de la première mitose somatique. Autrement dit, les chromosomes de la première anaphase somatique sont déjà préparés à la première anaphase maturative.

Mon intention n'est pas d'ouvrir une discussion détaillée à propos de ce Trématode ; mais je voudrais faire remarquer combien il est étonnant de voir GRÉGOIRE affirmer que les dyades se dissocient d'une façon dicentrique à la métaphase I. Les Trématodes sont peut-être les animaux les moins favo-

rables à cette explication. Plus la métaphase avance et plus les dyades se contractent, je l'ai déjà fait remarquer chez la grande Douve du foie. Je suis absolument persuadé que personne n'a suivi ce processus de dissociation dicentrique dans ses préparations.

Quant au bien-fondé de mon idée sur la valeur des anses de la fin de la prophase somatique, il suffit de jeter un coup d'œil sur les figures 5, 6, 7 et 8 du travail de GOLDSCHMIDT (1908), pour se convaincre de sa réalité chez *Zoogonus*.

8. Cas de l'*Ophryotrocha*.

Trois auteurs ont déjà entrepris l'étude de la maturation des produits génitaux de *Ophryotrocha* : KORSCHOLT en 1895 ; GRÉGOIRE et DETON en août 1906 ; M. et Mme SCHREINER en novembre 1906. Le travail de KORSCHOLT constitue un important mémoire accompagné d'un grand nombre de figures démonstratives. D'autre part, le travail de GRÉGOIRE et DETON, et celui des SCHREINER, effectués presque en même temps, dans le but de vérifier si la maturation de l'*Ophryotrocha* se réalise bien selon le schéma établi par KORSCHOLT, ou si, au contraire, on y relève des preuves en faveur de la conjugaison latérale des chromosomes, semblaient avoir épuisé l'intérêt de la question. Cette opinion paraissait d'autant plus légitime que les SCHREINER arrivent aux mêmes conclusions que GRÉGOIRE et DETON, et formulent les mêmes critiques fondamentales, en ce qui concerne le travail du savant allemand.

Mes résultats se rapprochent beaucoup de ceux obtenus par KORSCHOLT, dès 1895, dans l'ovogénèse. « D'après cet auteur, le nombre normal régulier de chromosomes est de 4. A la prophase de la première cinèse de maturation, il ne se produit pas de réduction même apparente : le noyau montre 4 chromosomes qui se divisent longitudinalement. Après s'être raccourcis et épaissis, ils se placent au fuseau I, de façon à se grouper en 2 paires. En ce moment, la fente longitudinale est

devenue invisible. Dans chacune des 2 paires, un chromosome complet est tourné vers un pôle, l'autre vers l'autre pôle. La première cinèse donne ainsi à chaque pôle deux chromosomes complets. A l'anaphase la division longitudinale redevient claire, au point parfois de séparer complètement les moitiés-sœurs et de faire apparaître à chacun des pôles quatre chromosomes isolés. La seconde mitose sépare vers les pôles les moitiés longitudinales de chacun des chromosomes-filles de la première figure. C'est donc la première cinèse qui est réductionnelle, mais d'après un type tout spécial.» (GRÉGOIRE et DETON, 1906).

Mon interprétation ne diffère de celle de KORSCHOLT qu'en ce qui concerne le détail du mécanisme de la première mitose. Je tiens à signaler la différence parce que, bien qu'absolument négligeable au point de vue du résultat numérique, elle présente une grande importance quant à la signification de la mitose. Elle se rapporte à la façon dont les deux paires d'anses pachytènes (les chromosomes divisés longitudinalement de KORSCHOLT) se disposent au fuseau et participent à la mitose. D'après mes préparations, une paire passe tout entière dans un spermatocyte de deuxième ordre, une autre paire dans l'autre spermatocyte. Pour KORSCHOLT, au contraire, chaque paire est dissociée à la première mitose.

Il existe un autre point sur lequel je dois m'arrêter un instant. Il s'agit de la variation qu'aurait constatée KORSCHOLT dans le nombre des chromosomes chez *Ophryotrocha*. Tantôt les cellules somatiques montreraient 4, tantôt 8 chromosomes. Et GRÉGOIRE aurait même pensé à soulever la question de l'existence, dans l'*Ophryotrocha*, de deux types différents, l'un à 4, l'autre à 8 bâtonnets somatiques.

Ces variations numériques s'expliquent, d'après moi, d'une façon plus naturelle. Il faut tenir compte pour cela d'un fait très intéressant que j'ai mis en évidence récemment dans les mitoses somatiques des Annélides et des Batraciens : la véritable division longitudinale est toujours extrêmement précoce et se réalise pour une mitose donnée à l'ana-

phase de la précédente mitose. Les divisions cellulaires où KORSCHOLT a compté 8 chromosomes sont de celles qui se succèdent très rapidement. Il n'est pas étonnant que le nombre total des chromosomes apparaisse si clairement à la télophase. Ce nombre double persiste à travers la durée du repos nucléaire et à travers toute la prophase. Les figures 34-37 du mémoire de Korschelt sont remarquables à cet égard. Quatre paires de longues bandes chromosomiques sinueuses sont en train de se concentrer dans le noyau. Chaque bande accouplée représente une moitié longitudinale télophasique.

Les anses disposées à la couronne équatoriale ne doivent pas être considérées comme des chromosomes devant subir bientôt la division longitudinale, mais comme des moitiés longitudinales résultant de la division réalisée à la télophase, quelquefois même immédiatement après l'anaphase. La numération des chromosomes somatiques, d'après les figures de plaque équatoriale, a induit en erreur presque tous les cytologistes.

GRÉGOIRE et les SCHREINER comptent parmi les plus ardents défenseurs de la théorie de la conjugaison longitudinale des chromosomes.

Bien que d'accord avec eux sur l'idée de la persistance morphologique des chromosomes à travers la durée de l'état quiescent, je me sépare nettement de ces auteurs sur les points suivants :

1^o Le nombre somatique des chromosomes de *Ophryotrocha* est 4, et non pas 8.

2^o La division longitudinale des chromosomes s'opère, pour une mitose donnée, à la télophase de la mitose précédente.

3^o La théorie de la conjugaison latérale des chromosomes repose sur une interprétation défectueuse de la véritable division longitudinale dans le noyau des cytes de premier ordre. Cette dernière s'opère à la dernière télophase goniale ; elle persiste à travers le repos gonial, puis à travers toute la prophase de la première mitose maturative, même dans les anses pachy-

tènes où les moitiés se rapprochent étroitement, et elle ne s'achève qu'à la métaphase de la seconde mitose.

N'ayant pas reconnu l'existence de la division longitudinale dès la dernière télophase goniale, les partisans de la théorie de la conjugaison longitudinale des chromosomes (von WINWARTER, SCHREINER, GRÉGOIRE, JANSSENS, VEDJOWSKY, etc.) ont pris les moitiés longitudinales déjà formées pour des chromosomes somatiques entiers. Comme elles persistent à travers la durée du repos et qu'elles se rapprochent à la prophase du premier cyte par paires, jusqu'à la formation d'anses épaisses, dites pachytènes, ils ont pensé qu'il s'agissait là d'une copulation parallèle de chromosomes homologues.

4° Les anses pachytènes ne sont pas dissociées en leurs éléments à la métaphase de la première mitose, mais seulement à la métaphase de la seconde. J'ai étudié ce point tout spécialement dans mes préparations; jamais, je n'ai relevé le moindre indice d'un dédoublement des anses pachytènes, à la prophase de la première mitose, suivi d'un écartement des branches ainsi formées, puis d'un raccourcissement de ces branches. L'interprétation de GRÉGOIRE-DETON, et des SCHREINER est certainement erronée. Si les phénomènes se déroulaient selon leurs données, les spermatides devraient renfermer 4 chromosomes ou 4 paires de chromosomes. Ces auteurs ne fournissent aucune figure montrant le nombre réduit des chromosomes.

9. Cas du *Tomopteris*.

Pour les SCHREINER (1905), *Tomopteris onisciformis* Eschscholtz, présenterait régulièrement 18 chromosomes dans les noyaux somatiques. Fait très important, les chromosomes de la dernière division des spermatogonies persistent pendant le dernier repos gonial. Dans le noyau du spermatocyte I, au début de la prophase hétérotypique, ces 18 chromosomes, à l'état de filaments leptotènes, opèrent deux à deux la copula-

tion parallèle ; ce qui détermine la formation de 9 anses pachytènes qui peuvent être considérées comme des chromosomes bivalents. Le chiffre 9 représente le nombre réduit de cette espèce.

Dans cette situation, une conjugaison, de chromomère à chromomère, a lieu entre les deux chromosomes monovalents juxtaposés étroitement. Puis, une fente longitudinale apparaît dans chaque anse pachytène. Celle-ci est alors représentée par ses deux moitiés sous la forme d'un couple de chromosomes allongés et épineux, enroulés l'un autour de l'autre. Les deux moitiés vont désormais s'éloigner au maximum de distance, tout en continuant à se toucher par leurs extrémités. Après un certain nombre de transformations peu importantes, les 9 couples se présentent avec l'allure d'anneaux plus ou moins contractés et épaissis. Ils se placent à l'équateur de la figure mitotique, de telle façon que les points par où les moitiés longitudinales se touchent encore sont tous contenus dans le plan équatorial.

Chaque anneau est ainsi constitué de deux anses jumelles plus ou moins retenues l'une à l'autre par leurs bouts, comme dans l'hétérotypie, de FLEMMING. Mais, tandis que dans ce dernier cas, chaque anse jumelle aurait simplement la valeur d'une moitié longitudinale de chromosome, pour les SCHREINER, chaque demi-anneau représente un chromosome somatique entier. C'est le même chromosome monovalent qui, il y a longtemps, sous la forme leptotène, s'est conjugué avec son homologue pour former l'anse pachytène.

La première mitose s'achève par la séparation à l'équateur des anses qui constituent les anneaux. Ainsi, les deux cellules résultantes, ou spermatocytes II contiennent seulement 9 chromosomes somatiques au lieu de 18. Ce sont des éléments réduits à $\frac{n}{2}$. La première mitose maturative ainsi présentée réalise donc la réduction numérique des chromosomes.

Au moment où les anneaux se rangent à l'équateur, une seconde division longitudinale a lieu, qui, anticipant sur la

deuxième mitose de maturation, prépare dans chaque demi-anneau, les chromosomes-filles de cette mitose. Il s'agit là de la *division longitudinale anaphasique*, qui, selon GRÉGOIRE, caractériserait exclusivement l'anaphase de la première mitose.

Le rôle de la seconde se résume dans le fait qu'elle achève la division longitudinale anaphasique de la première. Elle se fait selon le mode homéotypique. Elle transmet aux spermatoïdes 9 anses simples, tandis que la précédente en éloignait 9 paires dans les spermatocytes II.

CRITIQUE. — Cette description présente un certain nombre de points communs avec celle que j'ai donnée pour la spermatogénèse de *Sabellaria* ♂. Mais, je m'écarte notablement des SCHREINER sur plusieurs questions importantes. Aussi, comme pour les mitoses polliniques des Liliacées, vais-je me permettre en utilisant les remarquables figures des auteurs norvégiens, de donner de *Tomopteris* une description nouvelle, plus en accord selon moi, avec la réalité.

Tout d'abord, quel est le véritable nombre somatique des chromosomes chez cette Annélide? Grâce à une belle série de coupes que M. le professeur MALAQUIN avait pratiquées dans un individu jeune et qu'il a très obligeamment mises à ma disposition, j'ai pu acquérir quelque certitude à ce sujet. Je ne crois pas que le nombre des chromosomes soit 18. Toutes les fois que j'ai pu faire la numération, en tenant compte bien entendu, des notions que j'ai mises en valeur à propos de la division télophasique, je suis arrivé à 10. De plus, le nombre des anses pachytènes est 10, et non pas 9, comme le veulent les SCHREINER.

Prenons l'histoire de la Spermatogénèse chez *Tomopteris* à la dernière télophase goniale.

Les 10 chromosomes anaphasiques subissent la division longitudinale et le noyau reconstitué comprend vingt anses filamenteuses, ayant la valeur de moitiés longitudinales de chromosomes somatiques et disposées encore par paires, d'après le mode de leur formation. Ces moitiés persistent ainsi pendant

toute la durée de l'état quiescent. Puis, au début de l'évolution de spermatocyte I, elles se reconcentrent légèrement et sous le nom de filaments leptotènes, elles commencent à se rapprocher l'une de l'autre, dans chaque paire. Elles présentent alors les caractères négatifs de l'*anamitose* qui conduit, comme on sait, à la formation singulière des anses pachytènes.

Les 10 paires de filaments leptotènes en se rapprochant progressivement, jusqu'au contact, donnent 10 anses épaisses orientées très régulièrement du champ polaire où siègent les courbures, au champ opposé qui renferme leurs extrémités libres.

Jusqu'ici, n'était la différence dans l'évaluation du nombre des chromosomes, la description concorde avec celle des SCHREINER. Mais, outre que ces auteurs croient à l'existence d'une véritable conjugaison, la suite des phénomènes a été interprétée par eux d'une façon qui me paraît inadmissible.

Le chapitre de la formation des anneaux me fournira l'occasion de le montrer avec la netteté désirable. Comme on l'a vu précédemment, les SCHREINER expliquent la genèse de ces anneaux grâce à une division longitudinale des anses pachytènes ou chromosomes bivalents. Cette division provoque une ouverture longitudinale qui va s'élargissant progressivement jusqu'à ce que les deux moitiés obtenues s'opposent complètement. D'où, la constitution d'un anneau régulier aux dépens de chaque anse pachytène. *Autant d'anses pachytènes, autant d'anneaux.*

Un examen minutieux de cette période préparatoire m'a conduit à formuler une interprétation différente. Je pense que les SCHREINER ont été saisis seulement par quelques apparences du phénomène, et que sa véritable nature a échappé à leur observation.

Comme eux, j'ai décrit, lors de la désorientation des anses épaisses, la tendance à la dissociation de celles-ci en leurs deux chromosomes constitutifs (*stade strepsitène*), et j'ai montré dans les figures correspondantes qu'ils pouvaient s'écarter notablement dans chaque paire. Mais, tandis que pour les

SCHREINER, cet écartement serait le début de la formation des figures en 8 de chiffre, c'est-à-dire en définitive, celle des anneaux, j'ai reconnu au contraire, que le stade strepsitène est de courte durée. Il est certainement dénué de toute importance morphologique. Il rappelle simplement que la division longitudinale de la dernière télophase est toujours en suspension dans le noyau.

Ce qui a échappé complètement aux SCHREINER, c'est l'espèce d'accouplement que subissent les anses pachytènes, deux à deux, à ce moment. Peut-être faut-il imputer à cet égard le nombre plus élevé des chromosomes chez *Tomopteris* ; il est certain que l'étude est, en cet endroit, hérissée de difficultés. Le nombre des noyaux favorables est assez restreint, et il faut multiplier les plus pénibles observations pour se faire une idée de ce qui passe lors de la désorientation pachytène.

Quoi qu'il en soit, si j'en juge par la série des figures 33-43 de leur mémoire, il est bien certain que les 10 anses pachytènes de *Tomopteris*, comme celles de *Sabellaria*, forment des couples d'abord allongés et tordus en forme de huit de chiffre, puis régularisés et redressés en forme d'anneaux. La fin de la prophase et la métaphase comporteraient l'existence de 5 anneaux disposés verticalement dans cinq plans parallèles.

Ce nombre restreint de 5 ne manquera pas de suspendre ceux qui ont connaissance des belles figures des auteurs norvégiens. Dans plus d'une, en effet, il semble bien indiqué que le nombre des anneaux est supérieur à 5 ; sans doute, voisin de 10. Or, si le nombre des anneaux est 10, c'est la condamnation de mon interprétation des mitoses de maturation. Comment résoudre cette difficulté ?

Il est un point sur lequel j'ai longuement insisté dans mon exposé des transformations nucléaires consécutives à la désorientation des anses pachytènes et à leur arrangement par couples. C'est l'allongement considérable que présentent ces couples et la lenteur qu'ils apportent à se redresser. J'ai dit qu'à ce moment, la complication du noyau était grande, mais

qu'elle l'était seulement en apparence. J'ai isolé, dans ma figure 60, un couple, afin de montrer, comment, grâce à l'allongement des deux anses constituanes, cette complication était acquise. Ces anses circulent superficiellement sous la membrane nucléaire, en sorte que les articulations en forme de croix évidée sont diamétralement opposées. Pour suivre la continuité du couple chromosomique, il est alors nécessaire d'observer de très près, en faisant varier constamment la mise au point. Sinon, la continuité, nullement évidente au premier coup d'œil, échappe à l'observateur.

Je pense que les SCHREINER se sont trouvés en face de couples chromosomiques semblables, mais que leur examen a été précipité. Ainsi, dans plusieurs figures, ils représentent à côté d'anneaux qui ont conservé leur forme, des anneaux qui se sont ouverts d'un côté et redressés sous la forme d'un S. Ces images-là ne représentent-elles pas plutôt des couples figurés incomplètement, soit qu'ils aient été mutilés dans les préparations par le rasoir, soit qu'ils ne se soient pas prêtés à une description complète?

Les figures 55, 56, 57 sont très intéressantes à ce point de vue. Dans la figure 56, sont rapportés les chromosomes en S d'un même noyau, mais d'après deux coupes successives combinées. Il y en a 9, autant que d'anses pachytènes, d'après les SCHREINER.

La reconstruction exacte des figures mitotiques contenues dans plusieurs coupes n'est peut-être pas impossible. Mais chacun reconnaîtra que c'est là un procédé peu commode, sinon dangereux. On risque, à tout le moins, de compter pour deux chromosomes, deux tronçons d'un seul de ces corps. Je crois que les SCHREINER sont tombés dans ce travers. Bien loin de voir dans les S articulées de la figure 56, des anneaux ouverts d'un côté, j'y reconnais seulement, des tronçons d'anneaux véritables. Il n'est pas étonnant que ces zoologistes comptent 9 anneaux à la métaphase I, s'ils font entrer dans leur compte des moitiés verticales d'anneaux.

Je suis bien persuadé, au contraire, que la métaphase I du *Tomopteris* comporte seulement 5 couples, tels que ceux que j'ai montrés dans les figures 59-63 de ma planche V.

Dans leur figure 56, le tort des SCHREINER a certainement été de disposer les S qu'ils ont rencontrés dans la même mitose, les uns après les autres, sur la même rangée. Pour faire une reconstruction exacte, ils eussent dû les disposer les uns en face des autres, et les raccorder.

Or, si ce que j'avance répond à la réalité, la dissociation subéquente des anneaux aboutit à répartir, dans chaque spermatocyte II, cinq anses pachytènes qui n'ont pas cessé de présenter la division longitudinale. Pour les SCHREINER, au contraire, l'anaphase distribue dans ces éléments, 9 chromosomes, dont chacun équivaut à la moitié d'une anse pachytène. Le résultat est extrêmement différent, non seulement à cause du nombre, mais encore en ce qui concerne la nature des chromosomes.

En effet, j'ai montré qu'une anse pachytène est un chromosome somatique divisé, dont les moitiés longitudinales se sont rapprochées secondairement, et se maintiennent telles pendant toute l'évolution du spermatocyte I. Si, la mitose était préparée et effectuée comme le veulent les SCHREINER, elle ne différerait pas d'une mitose ordinaire. Une division longitudinale effective aurait lieu à la première mitose de maturation qui ne pourrait plus être considérée comme réductrice.

Ces deux auteurs prétendent cependant que la mitose, telle qu'ils la conçoivent, distribue aux spermatocytes II des chromosomes entiers, et non des moitiés longitudinales. Cela n'est possible qu'en posant, comme ils le font du reste, que le nombre somatique est double de celui des anses pachytènes, et que celles-ci résultent de la copulation de deux chromosomes somatiques entiers.

En s'en tenant aux résultats tout à fait généraux, je me rencontre donc avec eux. Mais je m'oppose à leur façon d'interpréter les différentes phases de l'évolution du spermatocyte II et

qui expliquent précisément le mécanisme de la réduction. J'estime, d'autre part, qu'ils ont fait erreur dans l'évaluation du nombre des chromosomes somatiques ; leur point de départ n'étant pas bien assuré, il ne leur a pas été permis, malgré une étude attentive, d'atteindre à ce qui me semble être la véritable solution.

10. Cas de *Myxine* et de *Spinax*.

Le mémoire sur la spermatogénèse de *Tomopteris* est de 1905. L'année suivante, les SCHREINER font paraître un nouveau travail sur le même sujet chez *Salamandra*, *Spinax* et *Myxine*. Leurs conclusions de 1906 corroborent absolument celles de l'année précédente.

Je dois dire que je ne suis pas plus convaincu par les très belles figures qui accompagnent ce second mémoire que par celles du *Tomopteris*. Laissons pour le moment de côté ce qui a rapport à la Spermatogénèse de la Salamandre que j'ai reprise entièrement pour mon compte, et dont je parlerai en détail dans un prochain mémoire. Je ne veux examiner que le cas de *Spinax* et celui de *Myxine*.

Chez ces deux poissons, l'évolution des chromosomes de la première mitose de maturation ressemble bien plus à celle des chromosomes de *Fasciola*. Même, pour la *Myxine*, les aspects sont presque superposables.

Chez *Spinax*, l'examen des figures 61-70 ne me laisse aucun doute sur le bien-fondé de mon interprétation. Surtout, la figure 63 paraît démentir l'explication des SCHREINER ; on y voit fort nettement les anses pachytènes conserver la fente longitudinale en se repliant sur elles-mêmes. On ne voit pas, au contraire, les moitiés longitudinales de chaque anse pachytène s'écarter et s'opposer pour donner un anneau.

Les petits anneaux trapus que l'on obtient ici n'ont nullement la valeur de ceux que j'ai décrits chez *Sabellaria*, et que j'ai cru retrouver dans les dessins des SCHREINER, à propos de la

spermatogénèse de *Tomopteris*. Les anneaux de ces deux Annélides résultent de l'accouplement bout à bout de deux anses pachytènes symétriques ; tandis que ceux de *Spinax* proviennent simplement d'une seule anse pachytène qui rapproche ses deux extrémités l'une de l'autre. Les derniers ont la valeur d'une dyade ordinaire, les premiers de deux dyades passagèrement réunies.

Les SCHREINER pensent que ces anneaux-dyades se séparent en deux demi-anneaux à la métaphase de la première mitose. Mais, outre que leurs figures ne montrent pas très bien l'indice de cette division, si cela avait lieu, il s'agirait d'une véritable division transversale. Or, cela ne paraît guère possible dans l'état actuel des connaissances cytologiques.

Je pense que ces anneaux, en traversant la métaphase qui est, ici, moins régulière encore que partout ailleurs, ne cessent de se contracter, de s'épaissir. Si bien qu'à l'anaphase ils ont acquis la forme de sortes d'anses doubles, très trapues, à sommet anguleux.

Bref, la moitié du nombre total des anses pachytènes s'éloignerait vers un pôle de la figure mitotique, l'autre moitié vers le pôle opposé. La seconde division se réalise, comme partout, par la dissociation des anses-filles de l'anaphase I.

Chez *Myxine*, on n'a pas un repliement des anses pachytènes sur elles-mêmes comme précédemment. Les moitiés longitudinales de l'anse pachytène, se raccourcissent au moment où elles sont encore écartées l'une de l'autre ; elles acquièrent ainsi l'aspect de dyades à branches courtes, tordues. La contraction se poursuit très loin jusqu'à la formation de petites croix très épaisses et très trapues.

C'est dans cet état que les anses pachytènes traversent la métaphase. En somme, plus on approche du moment où les auteurs fixent le moment de la dissociation dicentrique, plus les 2 branches de la dyade paraissent soudées.

Les SCHREINER ont encore essayé d'interpréter ces formes comme les anneaux de *Tomopteris*. Mais ici, plus visiblement

encore que dans *Spinax*, ils ont échoué. Contrairement à ce qu'ils croient, les anses pachytènes, extrêmement contractées, arrivent à l'anaphase sans s'être dissociées en leurs éléments. Elles ont seulement un peu changé de forme, par suite du mouvement qu'elles opèrent. En remontant vers les pôles, elles acquièrent la forme de têtes de flèches, nécessité mécanique facile à comprendre.

Du reste, pour *Myxine*, on est plus à l'aise encore que précédemment, du fait que les SCHREINER ont eux-mêmes, en 1905, émis des doutes sur l'existence d'une division des chromosomes à la métaphase I.

11. Le nombre des anses pachytènes chez *Pristiurus*.

Le nombre somatique est 36, d'après RÜCKERT (1892), et d'après MARÉCHAL (1907). Or, le nombre des anses pachytènes est toujours voisin de 36, et l'ovocyte en accroissement contient 36 paires de chromosomes-sœurs.

Chez *Pristiurus*, comme chez les animaux que j'ai étudiés, le nombre des anses pachytènes est égal au nombre somatique : MARÉCHAL appelle cela le *paradoxe de Rückert*.

TROISIEME PARTIE

Conclusions

Les conclusions générales de ce travail sont exposées dans les thèses suivantes :

1. La division longitudinale.

La division longitudinale des chromosomes est le fait dominant de l'étude morphologique du noyau.

La division se fait toujours dans des chromosomes passant de la forme trapue à la forme allongée. C'est un phénomène

concomittant à la dilatation de la substance chromosomique. Elle débute de manière à fournir, en général, une double spirale filamenteuse aux dépens de la substance de chaque chromosome.

Dans la division, il faut distinguer l'apparition de la fente qui marque le début de la division, et l'achèvement de la division qui se traduit par l'éloignement dicentrique. Pour une

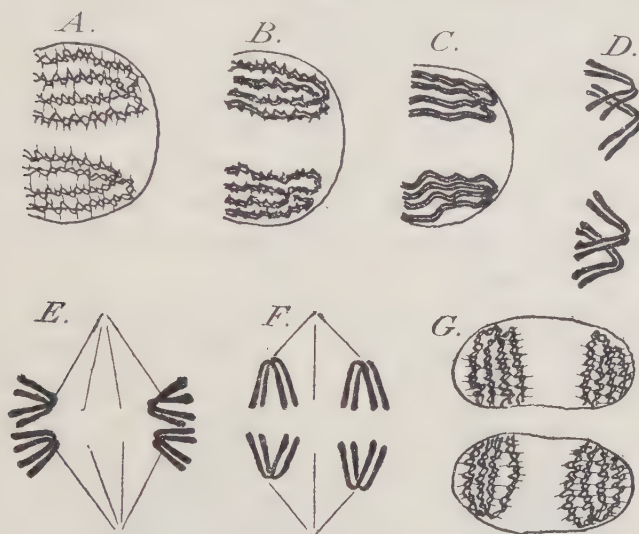


Fig. II. Les principales étapes de la mitose somatique ou homéotypique.

A. Début de la prophase ; B, C, prophase ; D, mise au fuseau ; E, métaphase ; F, anaphase ; G, télophase, apparition de la subdivision.

mitose n où se fait cet éloignement définitif, le début apparent de la division a toujours lieu à la mitose $n - 2$, dès l'anaphase ou à la télophase. Même chez *Ascaris megalocephala*, le début est localisé à la fin de la métaphase $n - 2$ (cf pg. 65).

La séparation qui se fait ainsi à l'anaphase ou à la télophase $n - 2$, persiste pendant toute la période quiescente, où elle peut, selon les noyaux, demeurer à l'état de simple indication, ou bien s'élargir en participant au gonflement général. Elle persiste pendant toute la prophase $n - 1$ où elle se régularise progressivement ; elle traverse la métaphase sous l'aspect d'une fente bien nette, puis l'anaphase, et elle ne cesse de

s'élargir à mesure qu'on approche de la télophase $n - 1$. Là, elle devient tout naturellement la véritable division longitudinale, grâce à l'écartement des moitiés secondaires qui deviennent alors les chromosomes destinées à la mitose n .

2. La nature du chromosome.

Il résulte de ceci que le chromosome est toujours double. (A. DEHORNE. *Le duplicisme constant du chromosome somatique...* 1911.) Il se présente toujours sous la forme de paires, soit de paires primaires, soit de paires secondaires. Quand la subdivision n'est pas visible, il n'est pas question de paires secondaires, mais les axes chromosomiques font partie de paires primaires et ont la valeur de moitiés primaires. Alors encore, le chromosome est double.

Même lorsqu'une anse paraît absolument homogène, il est assez probable qu'à son intérieur, la substance chromosomique est déjà répartie ou est en train de se répartir selon deux bandes longitudinales parallèles, séparées par un espace rempli d'une substance achromatique, plus liquide que la substance qui se colore, et qui peut être du suc nucléaire.

Ainsi que l'a dit DELAGE (1903) dans un raccourci saisissant : « Ce qu'il y a de plus intéressant dans la division indirecte, c'est la division directe. » Nous sommes loin encore du jour où nous saurons là-dessus autre chose que ce que chacun imagine à son gré. Il y a longtemps du reste que les théoriciens allemands ont tiré de la notion de division microsomique tout ce qu'elle peut donner *a priori*. PFITZNER a projeté audacieusement, dans des figures schématisées, les vues imaginaires que nous avons tous sur la multiplication des microsomes chromatiques.

Il est vrai qu'on rencontre des aspects où le chromosome paraît se comporter conformément aux idées de PFITZNER. Mais, même dans ces cas, on ne voit jamais la substance chromosomique se dédoubler et paraître sous la forme d'un subs-

tratum porteur de granules ou de disques individualisés. Au

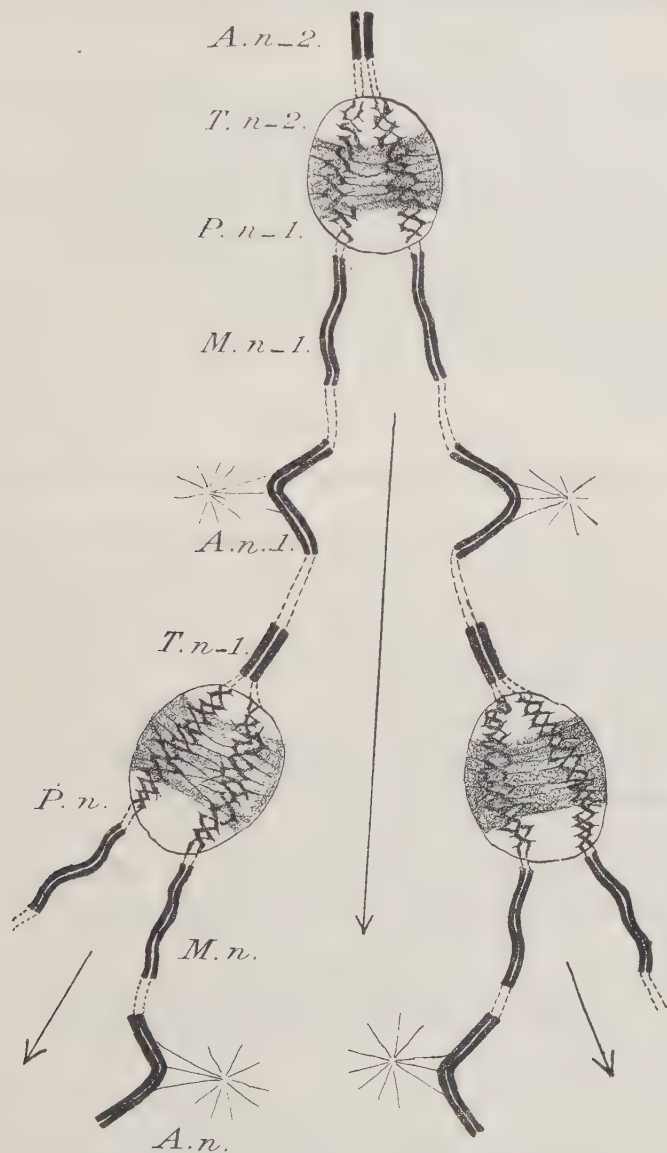


Fig. III. La division longitudinale dans la mitose homéotypique pour un seul chromosome.
A, anaphase ; T, télophase ; P, prophase ; M, Métaphase.

contraire, la substance chromosomique est une ; elle peut perdre

en apparence, son homogénéité, mais alors elle ne fait que s'étirer et s'accumuler en certains endroits, dont la régularité est mécaniquement déterminée.

La substance chromosomique est une et homogène. Même dans le *rétiforme nucléaire* de l'état quiescent, elle ne peut être décomposée en *linine* et en *chromatine* ; elle est simplement étirée et anastomosée. D'autre part, plus un chromosome s'allonge et devient filiforme, moins il est colorable. La coloration des chromosomes est en raison de la condensation de leur substance. Les chromosomes peuvent même perdre toute chromatécité par rapport à l'hématoxyline au fer, sans pour cela cesser d'exister.

3. La persistance des chromosomes et l'activité de la télophase.

Ils persistent sous la forme de minces anses filamenteuses, moniliformes, orientées comme l'étaient les anses encore trapues du début de la télophase, à savoir : avec la courbure étalée dans le champ polaire et les deux extrémités libres dans le fond de la région opposée.

Chaque chromosome somatique tout à fait au repos est normalement représenté par 2 paires de semblables anses filamenteuses. Ainsi, toute anse trapue et homogène de l'anaphase persiste dans le noyau dit quiescent, non sous la forme d'un chromosome plus ou moins transformé en réseau partiel, mais sous la forme de 2 chromosomes filamenteux et moniliformes.

La télophase ouvre la période dite de repos et celle-ci représente, en réalité, la véritable période d'accroissement de la mitose somatique.

Bien loin d'être le stade où disparaît l'autonomie morphologique du chromosome, la télophase est celui où l'individualité chromosomique s'affirme avec le plus d'activité. Nous admettons l'individualité pour les anses trapues de la plaque équatoriale et de l'anaphase, bref, lorsque les chromosomes

subissent de grands déplacements dans le cytoplasme. On ne peut non plus la leur refuser lorsqu'ils siègent dans la vacuole nucléaire. C'est à ce moment que les chromosomes s'affranchissent le plus dans chaque paire primaire ; c'est là que les moitiés secondaires dégagent leur individualité ; c'est là que les moitiés longitudinales préformées accomplissent l'acte hautement égocentrique de la nutrition.

C'est au sein du noyau reformé que les chromosomes jouissent de la plus grande indépendance, que leur substance peut se dilater, circuler, s'imbiber et finalement doubler sa masse. Dans ces conditions, les chromosomes passent la plus grande partie de leur vie, la durée de l'accomplissement des mitoses étant certainement très réduite, en comparaison de celle de l'état dit quiescent.

4. La théorie pseudopodiale de l'état quiescent.

Une partie de la substance semi-fluide chromosomique circule tout autour de l'axe de chaque chromosome (moitié primaire ou moitié secondaire) dans le suc nucléaire, où elle édifie un réseau d'absorption extrêmement ténu. Ce réseau de nature anastomotique provient de la propriété générale qu'a le protoplasma de « filer » : ce que ANDREWS dénomme *l'activité filaire* du protoplasme.

La substance de chaque chromosome peut ainsi « filer » sans se confondre avec une autre substance, et elle n'est surtout pas miscible avec celle des chromosomes voisins.

A la prophase, le réseau de chaque chromosome se retire du suc nucléaire et sa substance se concentre selon l'axe chromosomique qui a persisté sous forme d'une ligne principale.

Tous ces mouvements de la substance du chromosome s'expliquent le mieux, selon moi, par la théorie de BOVERI, sur la nature pseudopodiale des chromosomes à l'état quiescent.

5. Etat le plus fréquent du noyau.

C'est celui qui fait suite immédiatement à la télophase, lorsque les anses doubles sont allongées et ressemblent à des bandes spirémateuses, et avant qu'elles soient étirées sous la forme de très minces filaments dépourvues de chromatinité.

Je crois que cet état du noyau est en rapport avec l'activité normale de la cellule. Quand la différenciation des anses est



A. poussée plus loin et conduit à l'aspect des *noyaux poussièrement* des auteurs, c'est un signe que les chromosomes passent de la télophase à l'état quiescent complet et que la cellule se divisera bientôt. Ou bien, c'est le signe que le noyau va dégénérer, si, par la suite, les anses ne peuvent réaliser leur concentration.



B.



C.

Fig. IV. La métaphase somatique.

A. Début de la métaphase, vue de profil.

B. Plaque équatoriale très schématisée chez un animal à 8 chromosomes somatiques. On compte 4 anses chromosomiques à ce stade pour chaque chromosome somatique.

C. Fin de la métaphase. Les chromosomes s'éloignent sous la forme de V doubles ou de croix.

6. Les mouvements de la métaphase.

La métaphase somatique comprend (sauf toutefois chez *Ascaris megalocephala*) deux sortes de mouvement de chromosomes :

1° Un mouvement qui éloigne définitivement, selon

un processus dicentrique, les moitiés primaires et achève la division commencée à la mitose $n - 2$.

2° Un mouvement consécutif au précédent, qui dissocie

dans chaque paire primaire les deux moitiés constituanes; les chromosomes de la fin de la métaphase sont alors des dyades, ayant la forme de V doubles ou de croix.

7. La subdivision dans les noyaux du dernier repos gonial.

Le noyau des cytes I, encore au repos, est caractérisé par le fait que la fente de subdivision y est très peu indiquée, et toujours beaucoup moins que dans les noyaux au même stade des spermatogonies.

Alors, les moitiés primaires apparaissent sous la forme de filaments simples, ou bien exprimant d'une façon imparfaite qu'ils sont subdivisés. La fente de subdivision demeure à l'état de simple indication pendant l'état quiescent, et le rapprochement des moitiés primaires (filaments leptotènes) dans le mouvement de l'anamitose se fait comme si elles étaient simples.

Il existe cependant des cas où, peu de temps avant le rapprochement des moitiés primaires, les moitiés secondaires sont encore visibles dans chacune des précédentes, mais cet aspect est de durée éphémère.

8. L'Anamitose.

Je décris sous ce nom le rapprochement des moitiés primaires (filaments leptotènes) qui aboutit à la formation des anses pachytènes.

Tout se passe comme si, dans le noyau du cyte I, au début de la prophase, les chromosomes dédoublés depuis longtemps, reconstituaient leur unité en remontant la série des stades parcourus (division, subdivision).

Dans le noyau au repos, les moitiés primaires étaient prêtes à la mitose. Si les phénomènes se déroulaient comme à l'ordinaire, une mitose aurait lieu accompagnée d'un écartement dicentrique. Mais elle ne se produit pas et on assiste au processus inverse.

9. Absence de pseudo-réduction.

Il n'existe pas de pseudoréduction à la prophase de la première mitose maturative. Le nombre des anses pachytènes est égal au nombre somatique de l'espèce envisagée. Chaque anse pachytène représente un chromosome somatique dont les moitiés primaires se sont étroitement et passagèrement rapprochées.

A la fin de la prophase I, il existe autant de dyades que de chromosomes somatiques. *Une façon sûre et rapide d'évaluer le nombre somatique véritable est de faire la numération, soit des anses pachytènes, soit des dyades à la fin de la prophase I.*

GUIGNARD arrivait à de semblables résultats, mais en se basant sur des interprétations toutes différentes. Dans son excellent article de 1897 sur l'évaluation du nombre somatique, il écrivait : « Il en résulte que ce qu'on nomme nombre typique ou normal de l'espèce n'est pas le nombre observé dans les cellules végétatives, mais plutôt le nombre réduit ». (*Année Biologique, III*).

10. Signification du Synapsis.

L'observation du synapsis dans les ovocytes I de *Sabellaria* conduit à l'idée que ce stade représente un essai prématuré de division hétérotypique.

Au cours du synapsis, les moitiés primaires se rapprochent et se raccourcissent, comme le font à la prophase de toute mitose somatique les moitiés primaires, et surtout les moitiés secondaires. Particulièrement chez *Ascaris megalocephala*, la prophase somatique rappelle ce que l'on décrit à la période synaptique.

Les chromosomes somatiques reconstitués sous le nom d'anses pachytènes se contractent violemment comme le feront plus tard et plus complètement les dyades hétérotypiques de la fin de la prophase I.

La disposition des anses pachytènes dans la cavité des

noyaux qui présentent le synapsis parle aussi en faveur de cette interprétation. Elles sont ramenées dans le fond de la cavité nucléaire et appliquées contre la membrane en formant une sorte de corbeille. Dans ces conditions, la position de deux anses symétriques est la suivante : les extrémités libres se touchent dans le fond de la cavité, tandis que les courbures sont diamétralement opposées.

Les deux anses marquent une tendance à se rabattre dans un plan, perpendiculaire à l'axe nucléaire. Or, j'ai décrit dans le noyau des spermatocytes I de *Sabellaria*, un stade identique qui se rencontre

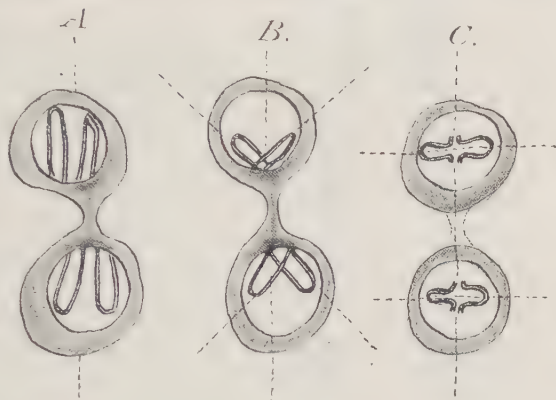


Fig. V. Signification du Synapsis.

A, cytes I ou Panamitose se réalise sans synapsis.

B, cytes I avec synapsis, montrant le début de l'opposition des anses pachytènes accouplées deux par deux.

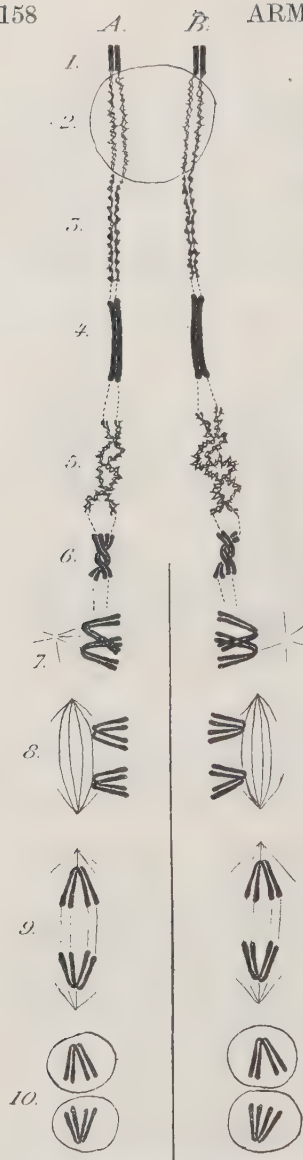
C, fin de la prophase hétérotypique dans *Sabellaria* ♀.

toujours peu de temps avant la fin de la prophase et où les anses pachytènes s'accouplent par leurs extrémités.

De plus, il est certain que dans plusieurs cas, chez *Fucus* (YAMANOUCHI), *Periplaneta* (Morse) et *Sabellaria* ♀, les anses, ainsi ramenées dans la région antipolaire, sont nettement disposées selon deux groupes opposés bien distincts.

11. La valeur des anneaux chez *Sabellaria* ♂

Ils ne dérivent pas d'une seule anse pachytène dont les moitiés s'écartent et s'opposent par leurs extrémités libres. Ils représentent deux anses pachytènes entières qui se sont accouplées par leurs extrémités, puis opposées (fig. 216, 217). Ils ont la valeur de deux dyades.



Cette sorte d'accouplement pachytène ne doit pas être confondu avec la conjugaison bout à bout, préconisée par MONTGOMERY.

12. Nature de la réduction.

La crise maturative est indiquée par l'inhibition de la division longitudinale équationnelle. Elle est dénouée par le partage gonomérique du noyau.

La réduction numérique est obtenue à la première mitose de maturation de la façon suivante : les dyades qui représentent des chromosomes somatiques entiers, incapables de se diviser longitudinalement, s'éloignent *entières* vers les pôles.

Le résultat d'une pareille mitose (hétérotypique) diffère complètement de celui d'une mitose ordinaire (homéotypique). Tandis que dans une mitose somatique, il se fait une répartition égale de moitiés primaires, il se fait ici une répartition de chromosomes somatiques entiers.

Il ne s'agit ici d'aucune division

Fig. VI. La division longitudinale pendant les mitoses de maturation, d'après le schéma gonomérique.

A, chromosome d'origine paternelle; B, chromosome d'origine maternelle.

1. Dernière anaphase goniale; 2, dernier repos gonial, faible indication de la subdivision; 3, début de l'anamitose (filaments leptotènes); 4, anses pachytènes; 5, filaments streptitènes (division et subdivision); 6, dyades hétérotypiques; 7, anaphase I hétérotypique; 8, métaphase II homéotypique; 9, anaphase II; 10, télophase II montrant les chromosomes sous forme de V doubles qu'on retrouvera dans les pronuclei de la fécondation.

de chromosomes, ni longitudinale, ni transversale. Tandis qu'à la suite d'une mitose ordinaire, le noyau de la cellule-mère se dédouble réellement dans toutes ses parties en donnant deux noyaux-fils absolument identiques à lui-même, dans la première mitose maturative, le noyau se fragmente en deux noyaux réduits de moitié, égaux au point de vue numérique seulement.

Dans une mitose ordinaire, le résultat est obtenu grâce à la division longitudinale, équationnelle, des chromosomes. Dans l'autre cas, on a affaire à un processus tout à fait particulier qui *détruit l'unité du noyau*.

La réduction numérique est ici liée intimement à une réduction qualitative, puisque les chromosomes d'un cyte II ne sont pas représentés dans le noyau de son jumeau.

La première mitose comporte une réduction qualitative au premier chef, si toutefois, on admet que les divers chromosomes d'une cellule donnée sont porteurs de propriétés différentes.

13. Homéotypie, Hétérotypie.

Il existe deux sortes de mitoses caractérisées par le mode de répartition des chromosomes. Mais il n'y a qu'une seule question de chromosomes. Les stades préparatoires à ces deux sortes de mitoses ne sont pas différentes dans leur essence. D'un côté comme de l'autre, nous avons des dyades à la fin de la prophase. Mais, tandis que dans l'homéotypie la division longitudinale est efficace et que les moitiés primaires sont séparées l'une de l'autre ; dans l'hétérotypie, *chaque chromosome somatique au complet*, c'est-à-dire, constitué de deux moitiés primaires déjà subdivisées, passe tout entier dans un cyte I ou dans l'autre.

Puisqu'il n'existe qu'une seule et unique question de chromosomes, il est nécessaire que toute étude de l'hétérotypie soit précédée et, j'ose dire, éclairée, par une étude détaillée de l'homéotypie dans l'espèce envisagée.

14. La ségrégation chromosomique.

J'ai montré que les chromosomes qui se présentent à la fin de la prophase somatique sont toujours dédoublés. Ce sont des moitiés primaires faisant partie de couples primaires dont le nombre correspond au nombre somatique véritable. J'ai montré aussi qu'à la métaphase somatique, ce sont les couples primaires eux-mêmes qui sont dissociés par éloignement dicentrique, et non pas les chromosomes doubles de chaque paire primaire. Contrairement à ce que pensent les auteurs, à la prophase d'une mitose, deux divisions de chromosomes sont préparées ; et, malgré cela, l'une d'elles seulement est efficace à la métaphase de cette mitose.

Je pense qu'il faut envisager la fin de la métaphase comme correspondant à une véritable *ségrégation de chromosomes*. En effet, les plaques équatoriales décrites comme je l'ai fait, ne contiennent aucun indice de la marche future des anses. Même, lorsque nous écrivons que les moitiés primaires d'un même chromosome se séparent et s'opposent, nous obéissons exclusivement à un besoin de logique ; car, nous ne pourrions guère fournir la démonstration que cela se passe bien ainsi.

Il faut donc admettre que, quelle que soit la position des chromosomes par rapport au plan équatorial, il se fait un choix toujours sûr des chromosomes préparés depuis le plus longtemps. Je ne me charge pas d'imaginer la nature d'un tel choix, mais la répartition des chromosomes ne s'explique certainement pas d'une façon mécanique aussi simple que l'esprit serait parfois tenté de le concevoir.

Dans la première mitose de maturation, la *ségrégation gonomériké* qu'on y rencontre est tout aussi remarquable. Tenir compte à la fin de la prophase de l'insertion des chromosomes au fuseau pour juger de leur répartition ultérieure est une précaution bien inutile ; les indications qu'on relève ainsi sont parfaitement illusoires. On ne peut prévoir, ni à la position,

ni à la forme des dyades de la fin de la prophase I, comment elles se comporteront à la fin de la métaphase I.

Plus on ira et mieux on reconnaîtra, je crois, que les modes d'insertion chromosomique au fuseau sont dénués d'importance véritable. C'est encore une base morphologique dont sera bientôt privé le cytologiste. Il est très probable que cette idée de l'insertion, tant recommandée par GRÉGOIRE, est justiciable de nombreuses erreurs d'interprétation dans l'étude des mitoses maturatives.

15. Le schéma gonométrique.

On sait que l'œuf fécondé, ou l'une quelconque des cellules complètes qui en dérivent, contient les deux sexes en quantité égale. Au point de vue morphologique qui nous occupe, le résultat de la fécondation est d'introduire dans le cytoplasme d'une cellule réduite, à la moitié de ses chromosomes, ou qui va l'être, $\frac{n}{2}$ chromosomes provenant d'un autre individu de la même espèce.

Le groupe étranger de $\frac{n}{2}$ chromosomes se juxtapose à celui des $\frac{n}{2}$ chromosomes que renferme encore la cellule fécondable. Et le fait de cette juxtaposition, ainsi que la possibilité de sa permanence à travers la suite des mitoses de l'organogénèse, est le point de départ d'une individualité nouvelle.

Tant que la division du noyau se fait par dédoublement longitudinal des chromosomes, même si le partage du cytoplasme est hétérogène, la continuation de cette individualité est assurée. Les noyaux issus par division équationnelle des chromosomes d'un noyau initial contiennent autant de chromosomes et des chromosomes de même nature que ce dernier.

Mais la division du noyau peut se faire autrement qu'en s'accompagnant d'une division de chaque chromosome. A un moment donné de la vie des végétaux et des animaux, certaines cellules somatiques, conditionnées de façon exception-

nelle, sont incapables d'achever la division longitudinale de leurs chromosomes.

Quand ces cellules se divisent, elles détruisent complètement l'unité de leur noyau : une moitié de l'ensemble des chromosomes entiers est séparée de l'autre moitié. Comme l'individualité de ces cellules résultait du fait de la juxtaposition de deux groupements de chromosomes de sexe différent, l'un appartenant au cytoplasma de l'ovule fécondable, l'autre étant apporté à ce cytoplasme par le spermatozoïde, les cellules-filles qui résultent de la division particulière ont perdu cette individualité.

Selon moi, l'une des cellules-filles renferme les chromosomes d'origine paternelle, l'autre ceux qui sont d'origine maternelle. La maturation marque la fin d'une union sexuelle entre le lot paternel et le lot maternel. La première division de maturation, ou hétérotypique, dénoue définitivement cette union. Les chromosomes libérés sont désormais en état, d'un côté comme de l'autre, d'entrer dans une nouvelle combinaison sexuelle.

Toute la prophase I serait la préparation lente, mais décisive de la séparation gonomérique. Le fait que les chromosomes entiers se ramassent en deux groupes opposés au cours des véritables synapsis, l'instabilité particulière des chromosomes dans le noyau des cytes I, l'inhibition de la division longitudinale, l'opposition remarquable des anses pachytènes dans la formation des anneaux chez *Sabellaria* ♂, enfin et surtout le genre de répartition des chromosomes entiers à la métaphase I, permettent de croire que les cytes de second ordre sont de race pure.

Les chromosomes du premier globule polaire sont, à mes yeux, des chromosomes d'origine paternelle. Les chromosomes maternels resteraient toujours dans le cytoplasme, comme liés à la masse du vitellus.

Dans la spermatogénèse, deux spermatides sur quatre, contiendraient des chromosomes paternels, et les deux autres des chromosomes maternels.

16. Les cytes II et la pureté des gamètes de Mendel.

S'il est vrai que les chromosomes jouent un rôle important dans la transmission et la détermination des caractères héréditaires, il devient intéressant de faire remarquer que le *schéma gonométrique* s'accorde facilement avec la principale exigence de l'hypothèse mendelienne, à savoir : la pureté des gamètes.

Les faits montrent que les chromosomes d'origine paternelle et les chromosomes d'origine maternelle existant dans l'œuf fécondé sont transmis sans se confondre jusqu'à la fin de la prophase I. A la métaphase I, ces chromosomes sont répartis *entiers* aux cytes II, et cette condition est absolument indispensable pour permettre l'application des lois de Mendel.

Comme il est infiniment probable, quoique cela demeure hypothétique, que le lot de chromosomes paternels se sépare là complètement du lot des chromosomes maternels, l'un des cytes serait donc paternel et l'autre maternel. On rencontrerait ici le phénomène inverse de la fécondation. Les noyaux des deux cytes de second ordre mériteraient alors le nom de *métanuclei*, par allusion aux *pronuclei* de la fécondation. Il y aurait ainsi un *métanucleus* σ et un *métanucleus* φ à l'issue de la mitose réductionnelle.

A vrai dire, les chromosomes ne peuvent jamais rester de race complètement pure. Après un séjour prolongé avec des chromosomes d'une autre race, dans la même vacuole du cytoplasme, ils ont certainement été *influencés* à quelque degré par les propriétés de cette race. Chaque chromosome, au moment où il sort du noyau I est à la fois, si je puis dire, dominant et récessif pour un caractère donné. S'il est d'origine paternelle, peut-être le caractère du père y est-il dominant, celui de la mère récessif. S'il est, au contraire, d'origine maternelle, c'est le caractère de la mère qui y est dominant...

17. Amitose et Hétérotypie.

L'amitose est peu connue et mal définie. Elle n'existe pas toujours là où les auteurs ont cru la rencontrer. Mais il est hors de doute qu'elle se présente parfois dans la réalité. Peut-être qu'elle n'apparaît que lorsque l'activité d'une cellule touche à sa fin et dans des tissus qui ont beaucoup fonctionné dans un seul sens.

On la signale dans les cellules de l'épithélium digestif, dans l'épithélium folliculaire de quelques glandes génitales, dans celui des tubes de Malpighi, etc.

Or, les noyaux de ces cellules possèdent le plus souvent deux chromoplastes, et nous avons vu qu'ils correspondent fréquemment aux deux chromocentres que possède tout noyau bi-sexué. Quand l'amitose se produit dans de tels noyaux, les deux noyaux-filles emportent chacun un chromoplaste.

Ainsi, FRENZEL dit qu'un noyau avant de se dédoubler par voie amitotique donne d'abord deux chromoplastes. Puis le noyau s'étrangle et se divise sans cesser de rester à l'état quiescent.

La façon dont je comprends la structure du noyau permet de préciser, quoique d'une façon hypothétique, le mécanisme de l'amitose.

Le noyau est formé en réalité de deux noyaux primaires (les anciens pronuclei de la fécondation) ; dans le noyau au repos, la présence de chacun est indiquée par un chromocentre où viennent converger les courbures des anses correspondantes. Souvent même, à l'endroit du chromocentre, se constitue un chromoplaste, qui, dans certains cas, peut évoluer en nucléole vrai.

L'amitose se ramènerait au processus très simple de l'écartement progressif des deux chromocentres, soit de l'éloignement des deux groupes d'anses qui correspondent à ces chromocentres (fig. VII). Autrement dit, *l'amitose serait l'expression dégénérative de la gonométrie nucléaire.*

Le processus de l'amitose se rencontre dans les tumeurs et serait surtout pathologique. Dans la cellule où il se produirait, il sonnerait *le glas* de cette cellule (VOM RATH). Il serait le signe de la vieillesse de la cellule.

D'autre part, les cytes I, sans être à proprement parler des cellules dégénérées, présentent plus d'un caractère de dégénérescence. Pour LE DANTEC (1903), la maturation conduirait à la perte de la faculté d'assimilation. Elle est certainement une crise très dangereuse, souvent fatale à l'élément qui la subit. Si l'ovotide et la spermatozoïde ne se rencontrent pas, c'est la mort pour tous les deux.

J'envisage ici le cas le plus général et laisse de côté la question de la reproduction parthénogénétique. Or, l'hétérotypie est également la marque

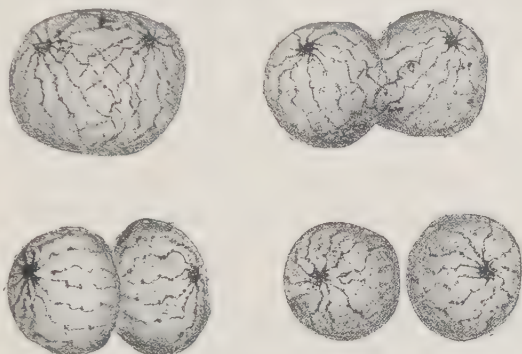


Fig. VII. Explication gonométrique de l'Amitose.

de l'achèvement d'une union sexuée ; elle se ramène à une sorte de division directe du noyau.

Dans un cas comme dans l'autre, on a séparation de chromosomes entiers et destruction de l'unité du noyau. Dans les deux cas, les noyaux-filles, quoique pourvus d'un nombre égal de chromosomes, ne sont pas identiques, mais seulement symétriques et représentent des territoires nucléaires différents.

Il n'existe guère qu'une seule différence et elle est légère à mes yeux, c'est que dans l'amitose, la séparation des *metanuclei* se fait sans contraction des chromosomes, lorsque ceux-ci sont à l'état de longs filaments quiescents. On ne peut s'empêcher de conclure que l'amitose et l'hétérotypie sont des processus extrêmement voisins.

18. La xénie chromosomique.

Les faits montrent que les chromosomes paternels et les chromosomes maternels de l'œuf fécondé sont transmis sans se confondre jusqu'aux mitoses de maturation où ils sont définitivement éloignés les uns des autres.

Ainsi, des chromosomes pénètrent à un moment donné dans le cytoplasme d'une cellule apte à les recevoir. Leur groupe se range auprès de celui des chromosomes appartenant en propre à cette cellule. Désormais, ils vont subir pendant très longtemps la même destinée.

Grâce à la cellule qui les *héberge*, non seulement ils peuvent subsister, mais encore doubler leur substance, et se multiplier, tout en conservant leur individualité. Sans doute, ils sont dans une certaine mesure influencés par le milieu de la cellule qui les contient. Ils se chargent d'une partie des caractères individuels de cette cellule, mais les chromosomes de celle-ci agissent de la même manière à leur égard.

Cependant, il arrive un moment où les phénomènes de la crise maturative se déroulent. La combinaison ancienne se rompt et les deux groupes sexuels s'éloignent à jamais.

Tout se passe comme si les chromosomes paternels étaient des hôtes de passage hospitalisés dans la vacuole nucléaire de l'œuf fécondé, et de toutes les cellules qui en dérivent par division équationnelle. Je caractérise ce fait du nom de *Xénie chromosomique*.

J'ai traité la *Xénie*, comme si les chromosomes apportés par le spermatozoïde devaient toujours sortir de l'ovocyte I à la mitose I, ou comme si dans la spermatogénèse, l'un des cytes II contenait exclusivement des chromosomes paternels, l'autre cyte II des chromosomes maternels.

C'est ce que je pense, mais nous sommes ici dans le domaine des hypothèses ; aucune preuve scientifique ne peut être fournie pour ou contre cette supposition. Je tiens cependant à faire

remarquer que l'idée de la Xénie chromosomique est indépendante de celle de la gonométrie. Alors que la Xénie correspond à un fait indubitable, puisqu'il est objectivement certain que des chromosomes sortent tout entiers du noyau des cytes I, la gonométrie est loin d'être prouvée radicalement. J'ai relevé les preuves qui tournent en sa faveur, mais elle n'est encore caractérisée que par sa probabilité.

La Xénie s'accorde avec toutes les hypothèses ; soit qu'on admette ou non qu'un certain nombre de chromosomes sorte à la métaphase I en même temps que des chromosomes paternels ; soit que le hasard (?) seul préside à la répartition des dyades comme cela est encore soutenable ; soit qu'on fasse, comme dans l'explication gonométrique, intervenir une propriété ou une force nouvelle parfaitement inconnue.

19. Le schéma hétérohoméotypique et la théorie de la conjugaison des chromosomes.

Le schéma hétérohoméotypique de GRÉGOIRE repose sur une évaluation fausse du nombre somatique véritable. Il comporte la conjugaison latérale des chromosomes somatiques et la dissociation des dyades en leurs éléments à la métaphase I, qui sont des erreurs de fait.

Le résultat le plus clair de la théorie sur la conjugaison parallèle est d'avoir fourni l'occasion de préciser les anciennes notions et d'élargir nos connaissances sur la morphologie du noyau au repos, sur la nature du chromosome et sur tous les modes de division du noyau en général.

Lille, le 4 février 1911.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1909. BAEHR (von). Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die spermatogenese von *Aphis saliceti*. (*Arch. f. Zellforsch.*, III.)
1904. BERGHS (J.). La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale I. Depuis le spirème jusqu'aux chro-

- mosomes mûrs dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium (speciosum)* (*La Cellule*, t. XXI).
1905. BONNEVIE (K.). Untersuchungen über Keimzellen: I. Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*. (*Je-naische Zeitschrift*, XLI).
- 1908¹. — Chromosomenstudien. I. (*Arch. f. Zellforsch.*, I).
- 1908². — Chromosomenstudien. II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter nach Untersuchungen an *Nereis limbata* Ehlers, *Thalassema mellita* Conn. und *Cerebratulus lacteus* Hubr. (*Arch. f. Zellforschung*, II).
1910. BORGERT. Die Mitose bei marinen Ceratium-Arten. (*Zool. Anz.* XXXV).
1887. BOVERI (TH.). Zellenstudien I. (*Ien. Zeitsch.* XXI).
1888. — Zellenstudien II. (*Ien. Zeitsch.* XXII).
1890. — Zellenstudien III. (*Ien. Zeitsch.* XXIV).
1909. — Die Blastomerenkerne von *Ascaris megaloccephala* und die Theorie der Chromosomen individualität. (*Arch. f. Zellforsch.* II).
1892. BRAUER (A.). Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*. (*Arch. f. mikr. Anat.* XLII).
1899. CARNOY et LEBRUN. Les globules polaires des Urodèles. (*La Cellule*, t. XVI).
1900. — La vésicule germinative chez les Batraciens. (*La cellule* XVII).
1911. DEHORNE (A.). Recherches sur la division de la cellule. I. Le Duplisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* et chez *Allium cepa*. (*Arch. f. Zellforsch.* VI).
1903. DELAGE YVES. L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale. (*Paris*.)
1908. DUESBERG (J.). La spermatogénèse chez le Rat *Mus decumanus* Pall. variété *albinos*. (*Arch. f. Zellforschung*, I).
1909. — Note complémentaire sur la spermatogénèse du Rat. (*Arch. f. Zellforsch.* III).
1905. FARMER et MOORE. On the maiotic Phase (Reduction division) in animals and plants. (*Quart. Journ. micr. Science*, XLVIII).
1887. FLEMMING. Neue Beiträge zur Kenntnis des Zelle. (*Arch. f. mikr. Anat.* XXIX).
1908. GOLDSCHMIDT (R.). Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des *Dicrocoelium lanceatum* Stil. et Hass. (*Distomum lanceolatum*.) (*Arch. f. Zellforsch.*, I).
1908. — Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen. (*Arch. f. Zellforsch.*, I).

1908. — Die Chromatinreifung der geschlechtszellen des *Zoogonus mirus* Lss. und der Primärtypus des Reduktion. (*Arch. f. Zellforsch.* II).
1899. GRÉGOIRE (V.). Les cinèses polliniques dans les Liliacées. (*La Cellule*, XVI).
1903. GRÉGOIRE et WYGAERTS. La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques, I. (*La Cellule*, XXI).
1904. GRÉGOIRE. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. (*La cellule*, XXI).
1905. — Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. (*La cellule*, XXII).
- 1906¹. — La formation des gemini heterotypiques dans les Végétaux. (*La Cellule*, XXIV).
- 1906². GRÉGOIRE et DETON. Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans l'*Ophryotrocha puerilis*. (*La Cellule*, XXIII).
1909. GRÉGOIRE. La réduction dans le *Zoogonus mirus*. Lss. et le « Primärtypus ». (*La Cellule*, XXV).
1910. — Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique (second mémoire). (*La cellule*, XXVI).
1891. GUIGNARD. Nouvelles études sur la fécondation. (*Ann. des Sc. natur. Botanique*).
1899. — Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le *Naïas major*. (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc. Paris. Janvier*).
1895. HACKER (V.). Über die selbstständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von *Cyclops brevicornis*. (*Arch. f. mikr. Anat.* XLVI).
1909. — Über die Chromosomenbildung der Aulacanthiden. Zur kritik der Hypothese von der Parallel conjugation. (*Zool. Anz.*, XXXIV).
1896. HENNEGUY. Leçons sur la cellule. (*Paris*.)
1906. — Recherches sur la formation de l'œuf ectolécithe du *Distomum hepaticum*. (*Archiv. Anat. micr.* IX).
1898. HOF. Histologische Studien. (*Botan. Centralbl.* LXXV).
1901. JANSSENS. La Spermatogénèse chez les Tritons. (*La Cellule*, XIX).
1903. JANSSENS et DUMEZ. L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez *Batrachoseps attenuatus* et *Pleodon cinereus*. (*La Cellule*, XX).
1904. JANSSENS et ELBRINGTON. L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation dans l'œuf de l'*Aphysia punctata*. (*La Cellule*, XXI).

1905. JANSSENS. L'évolution des auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus*. (*La Cellule*, XXI).
1908. JANSSENS et WILLEMS. La spermatogénèse dans l'*Alytes obstetricans*. (*La Cellule*, XXV),
1909. JANSSENS. La théorie de la Chiasmotypie. Nouvelle interprétation des cinèses de maturation. (*La cellule*, XXV.)
1895. KORSCHULT (E.). Über Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* LX).
1903. KORSCHULT und HEIDER. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. (*Iena*).
1903. LE DANTEC (F.). Traité de Biologie. (*Paris*).
1907. MARÉCHAL (J.). Sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres chordates. Premier mémoire : Morphologie de l'élément chromosomique dans l'ovocyte I chez les Sélaciens, les Téléostéens, les Tuniciers et l'*Amphioxus*. (*La Cellule*, XXIV).
1909. MATSCHK (H.). Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. (*Zool. Anz.* XXXIV).
1896. MEVES (F.). Über die Entwicklung der männlichen geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. (*Arch. f. mikr. Anat.* XLVIII).
1907. — Die spermatocyten-Teilung bei der Honigbiene (*Apis mellifica*) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. (*Arch. f. mikr. Anat.* LXX).
1908. — Es gibt keine parallele konjugation der Chromosomen ! (*Arch. f. Zellforsch.* I).
1885. RABL (C.). Über Zellteilung. (*Morpholog. Jahrb.* Bd 10).
1895. REINKE. Zellstudien II. (*Arch. f. mikr. Anat.* 44).
1905. SCHREINER (A.) und K. E. Über die Entwicklung der männlichen geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*. (*Arch. de Biologie*, XXI).
- 1906 ¹. — Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis*. (*Arch. Biolog.* XXII.).
- 1906 ². — Neue studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*, *Spinax niger* und *Myxine glutinosa*. (*Arch. Biolog.* XXII.).
- 1906 ³. — Neue studien, etc. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Ophryotrocha puerilis*. (*Anat. Anz.* XXIX).
1887. VAN BENEDEN (Edouard). Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'*Ascaride mégalocéphale*. (*Bull. Ac. royale. Belgique*)

1900. VON WINIWARTER. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). (*Arch. de Biol.* XVII).
1909. VON WINIWARTER et SAINMONT. Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Chat). (*Arch. de Biol.* XXIV).

EXPLICATION DES PLANCHES

Sauf indication contraire, tous les dessins ont été faits à l'aide du système optique suivant :

Objectif Zeiss Apochrom. 1.5 mm., n. A. 1.3.

Oculaire 12 comp.

Prisme de MALASSEZ (Verick).

Papier sur la table de travail.

Grossissement = 3100 diamètres environ.

PLANCHE I

Mitose dans l'épiderme de Sabellaria.

- FIG. 1. Prophase après la reconcentration de la substance chromosomique.
 FIG. 2. Prophase, raccourcissement des anses spirémateuses disposées par paires.
 FIG. 3. Fin de la prophase.
 FIG. 4. Plaque équatoriale.
 FIG. 5. Anaphase.
 FIG. 6. Tassement polaire.
 FIG. 8. Posttélaphase.
 FIG. 9. Jeune noyau en fer à cheval.
 FIG. 10. Noyau quiescent.
 FIG. 11. Etat quiescent, incomplet dans la région polaire.
 FIG. 12. Noyau quiescent à l'état le plus fréquent dans l'épiderme.

PLANCHE II

Spermatogonies de Sabellaria.

- FIG. 13. Coupe du testicule appendu au vaisseau sanguin du dissépiment. La coupe provient d'une section frontale de *Sabellaria* (obj. Zeiss Apochrom. 1.5 x oc. 6 comp.).
 FIG. 14, 15. Même stade de la télaphase.
 FIG. 16. Ecartement des moitiés filamenteuses.
 FIG. 17, 18, 19. Même processus conduisant à l'état quiescent.

PLANCHE III

Spermatogonies de Sabellaria.

- FIG. 20. Etat quiescent complet.
 FIG. 21-24. Prophase.
 FIG. 25. Début de la métaphase.
 FIG. 26. Télaphase d'une spermatogonie de la 3^e génération.
 FIG. 27, 28, 29. Entrée à l'état quiescent complet.
 FIG. 30 et 31. Etat quiescent moins différencié que dans la figure 29.
 FIG. 32. Prophase.
 FIG. 33. Télaphase.

PLANCHE IV

Spermatogénèse de Sabellaria.

- FIG. 34, 35, 36, 37. Entrée à l'état quiescent après la dernière mitose spermatogoniale.
 FIG. 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46. Les différentes étapes de l'Anamitose.
 FIG. 47. Anses pachytènes.
 FIG. 48, 49, 50, 51, 52, 54, 55. Les premiers stades de l'accouplement des anses pachytènes.
 FIG. 53. Section d'un noyau pachytène faite perpendiculairement à la direction des branches épaisses.

PLANCHE V

Spermatogénèse de Sabellaria et de Lanice.

- FIG. 56, 57, 58. Aspects du noyau pendant l'accouplement des anses pachytènes.
 FIG. 59, 60, 61, 62, 63, 64. Les anneaux de *Sabellaria*.
 FIG. 65. Anaphase I.
 FIG. 66, 67, 68. Autres aspects de l'anaphase I.
 FIG. 69. Fin de l'anaphase I.
 FIG. 70. Spermatocytes II pendant l'intermitose.
 FIG. 71, 72. Spermatides.
 FIG. 73. Spermatozoïdes de *Sabellaria*.
 FIG. 74. Spermatogonie de *Lanice*.
 FIG. 75. Dernière télophase spermatogoniale.
 FIG. 76. Noyau leptotène.
 FIG. 77, 78. Anamitose accompagné de synapsis.
 FIG. 79. Noyau pachytène.
 FIG. 80. Accouplement des anses pachytènes.

PLANCHE VI

Spermatogénèse de Lanice et d'Ophryotrocha.

- FIG. 81. Accouplement des anses pachytènes.
 FIG. 82. Les trois anneaux de *Lanice*.
 FIG. 83. Anaphase I.
 FIG. 84. Tassement polaire.
 FIG. 85, 86. Télophase I.
 FIG. 87, 88. Prophase II.
 FIG. 89, 90. Spermatides.
 FIG. 91, 92. Anaphase spermatogoniale d'*Ophryotrocha*.
 FIG. 93. Spermatogonie d'*Ophryotrocha*, au repos.
 FIG. 94. Noyau préleptotène.
 FIG. 95. Synapsis.
 FIG. 96. Synapsis incomplet.
 FIG. 97. Noyau leptotène.
 FIG. 98. Synapsis incomplet.
 FIG. 99, 100. Anamitose.
 FIG. 101, 102. Anses pachytènes.
 FIG. 103. Fin de la prophase I.
 FIG. 104, 105. Métaphase I.
 FIG. 106. Anaphase I.
 FIG. 107. Prophase II.
 FIG. 108. Métaphase II.
 FIG. 109. a, b, c, Spermatides.
 FIG. 110. Noyau pachytène dans l'ovocyte I.
 FIG. 111, 112. Noyau de l'ovocyte I au début de la période d'accroissement,

PLANCHE VII

Ovogénèse de Sabellaria.

- FIG. 113. Tassement polaire dans une mitose ovogoniale.
 FIG. 114. Noyau préleptotène.
 FIG. 115, 116, 117, 118. Noyaux leptotènes.
 FIG. 119, 120. Anamitose sans synapsis.
 FIG. 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128. Différents aspects du synapsis.
 FIG. 129. Anses pachytènes.
 FIG. 130, 131, 132. Détente des anses pachytènes et passage à la période de grand accroissement.

PLANCHE VIII

Ovogénèse de Sabellaria.

- FIG. 133, 134. Noyaux au début de la période de grand accroissement.
 FIG. 135. Pseudo-synapsis (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 $\times$ oc. 8 comp.).
 FIG. 136. Noyau dictyé (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 $\times$ oc. 4 comp.).
 FIG. 137. Fin de la période de grand accroissement (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 $\times$ oc. 18 comp.).
 FIG. 138, 139. Même stade (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 $\times$ oc. 4 comp.)
 FIG. 140, 141. Fin de la période d'accroissement, avant la reconcentration chromosomique (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 $\times$ oc. 4 comp.).
 FIG. 142. Ovocyte au début de la fécondation (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 $\times$ oc. 4 comp.).
 FIG. 143. Fragments de deux moitiés primaires subdivisées, à la fin de la période d'accroissement (obj. Zeiss. apochrom. 1.5 $\times$ oc. 4 comp.).

PLANCHE IX

Ovogénèse de Sabellaria.

- FIG. 144. Début de la métaphase I.
 FIG. 145. Métaphase I.
 FIG. 146. Anaphase I.
 FIG. 147, 148. Détails de la métaphase I.
 FIG. 149. Formation du 1^{er} globule polaire.
 FIG. 150. Même stade. Huit dyades secondaires restent dans l'ovocyte II.

PLANCHE X

Ovogénèse de Sabellaria.

- FIG. 151. Métaphase II.
 FIG. 152. Anaphase II.
 FIG. 153. Fin de l'Anaphase II.
 FIG. 154. Sortie du second globule polaire.
 FIG. 155. Anaphase de la 1^{re} mitose somatique, consécutive à la fécondation (obj. Zeiss. Apochrom 1.5 $\times$ oc. 4 comp.).

[PLANCHE XI

Spermatogénèse de Fasciola.

- FIG. 156. Post-telophase spermatogoniale.
 FIG. 157, 158, 159. Etat quiescent.
 FIG. 160, 161, 162. Prophase.
 FIG. 163. Plaque équatoriale montrant les moitiés primaires subdivisées.
 FIG. 164. Spermatocyte I au stade leptotène.
 FIG. 165, 166. Anamitose.

FIG. 167, 168. Anses pachytènes.

FIG. 169. Ecartement des moitiés primaires dans les anses pachytènes.

FIG. 170, 171, 172. Dyades hétérotypiques.

FIG. 173, 174. Epithélium glandulaire du testicule (obj. Zeiss, apochrom. 1.5 × oc. 4 comp.).

FIG. 175. Cyste de spermatocytes I montrant leurs dyades hétérotypiques (obj. Zeiss, apochrom. 1.5 × oc. 4 comp.).

PLANCHE XII

Spermatogénèse de Fasciola.

FIG. 176, 177. Raccourcissement des Dyades hétérotypiques.

FIG. 178, 179, 180, 181. Métaphase I.

FIG. 182, 183. Anaphase I.

FIG. 184, 185, 186, 187. Télaphase I.

FIG. 188, 189, 190. Etat quiescent de l'intermitose.

FIG. 191. Métaphase II.

FIG. 192. Anaphase II.

FIG. 193. Télaphase II.

FIG. 194, 195. Noyaux de spermatides, à l'état quiescent.

PLANCHE XIII

Ovogénèse de Fasciola.

FIG. 196. Noyau leptotène dans l'ovocyte I.

FIG. 197, 198. Anamitose.

FIG. 199, 200 et 201. Synapsis.

FIG. 202, 203, 205, 206. Préparation des dyades hétérotypiques.

FIG. 204. Ovocyte I dans la période d'accroissement.

FIG. 207. Noyau post-pachytène.

FIG. 208. Ovocyte dans la période d'accroissement (obj. Zeiss, apochrom. 1.5 × oc. 4 comp.).

FIG. 209. Ovocyte montrant les Dyades hétérotypiques dans son noyau et le spermatozoïde dans son cytoplasme (même grossissement).

FIG. 210. Ovocyte I; fin de la prophase (même grossissement).

FIG. 211 et 212 Ovocyte I; métaphase (même grossissement).

FIG. 213. Ovule fécondé; les deux pronuclei (même grossissement).

PLANCHE XIV

Schémas de l'Hétérotypie.

A. FIG. 214, 215, 216, 217, 218. L'Hétérotypie dans *Sabellaria* ♂, avec accouplement des anses pachytènes et formation d'anneaux ayant la valeur de deux dyades hétérotypiques.

FIG. 214. Deux anses pachytènes, l'une d'origine mâle, l'autre d'origine femelle.

FIG. 215. Allongement et torsion sur elles-mêmes des anses pachytènes.

FIG. 216. Accouplement des anses pachytènes.

FIG. 217. Anneau ayant la valeur des deux dyades hétérotypiques.

FIG. 218. Anaphase I (ou de la première mitose de maturation).

B. FIG. 219, 220, 221, 222, 223. L'Hétérotypie dans *Fasciola* ♂.

FIG. 219. Deux anses pachytènes, l'une d'origine mâle, l'autre d'origine femelle.

FIG. 220. Stade post-pachytène.

FIG. 221. Stade strepsitène.

FIG. 222. Deux dyades hétérotypiques dont chacune représente une anse pachytène contractée.

FIG. 223. Anaphase I.

C. FIG. 224, 225, 226, 227, 228. L'Hétérotypie dans *Sabellaria* ♀, avec synapsis, pendant l'anamitose.

FIG. 224. Deux anses pachytènes contractées dans la région antipolaire et opposées.

- FIG. 225. Les deux chromoplastes gonométriques et les moitiés longitudinales primaires pendant le grand accroissement.
- FIG. 226. Contraction polaire des moitiés primaires subdivisées, lors de la chute de l'ovocyte I dans l'eau de mer.
- FIG. 227. Les dyades hétérotypiques montrant la subdivision ou seconde division longitudinale.
- FIG. 228. Anaphase I montrant le partage dicentrique des dyades et la dissociation des moitiés primaires subdivisées du même côté du plan équatorial, pour une dyade donnée.
- D. FIG. 229, 230, 231, 232, 233. L'Hétérotypie dans la conception de SCHREINER, de GRÉGOIRE, etc., etc.
- FIG. 229. Deux anses pachytènes résultant de la conjugaison parallèle de deux chromosomes somatiques; l'un d'origine paternelle, l'autre d'origine maternelle.
- FIG. 230. Dédoublement des anses pachytènes.
- FIG. 231. Stade strepsitène.
- FIG. 232. Deux dyades hétérotypiques dans la théorie de la conjugaison parallèle des chromosomes. Chaque dyade est bisexuée.
- FIG. 233. Anaphase I montrant la dissociation dicentrique de chaque dyade, de telle sorte que les cytes II sont de race pure.

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Géologie. — Le Dévonien des Ardennes.

Botanique. — Comparaison du développement des Cryptogames vasculaires avec celui des Phanérogames.

Vu et approuvé.

Paris, le 2 Mars 1911.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES.

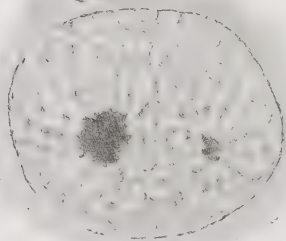
PAUL APPELL

Vu et permis d'imprimer :

LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS

L. LIARD

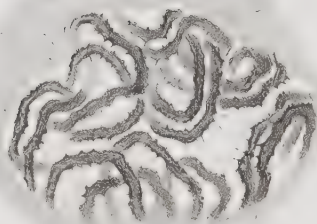
20



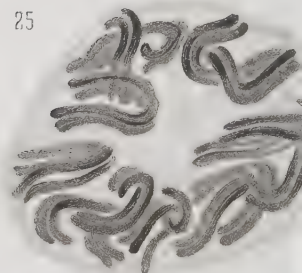
21



24



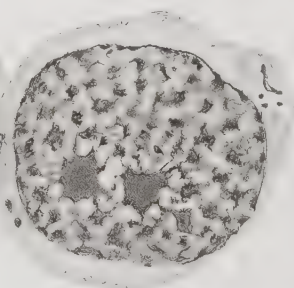
25



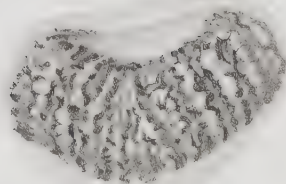
28



29



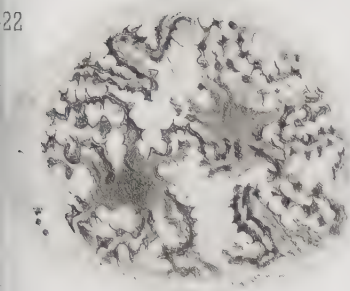
33



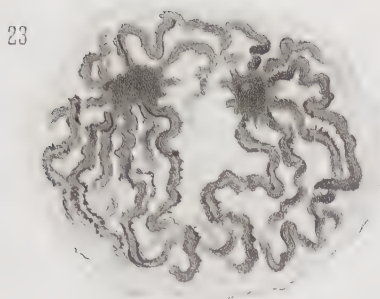
30



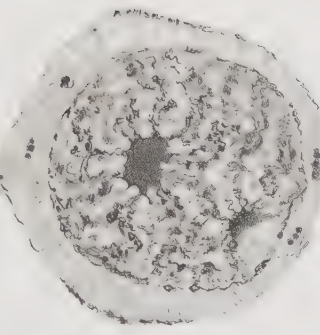
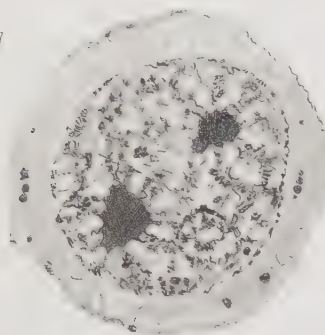
22



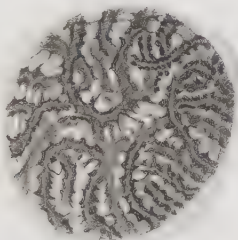
23



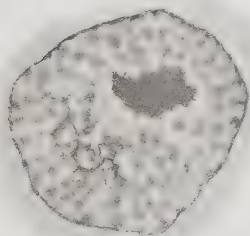
27



26



31



32

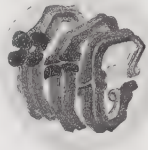


Werner & Winter, Frankfurt a.M.

81



82



83



84



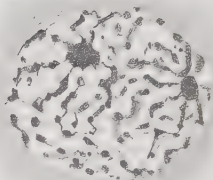
91



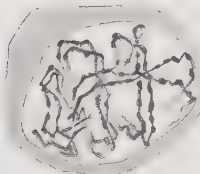
92



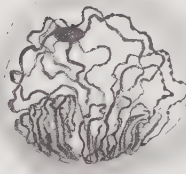
93



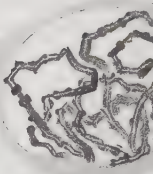
97



98



99



103



104



105



109



a

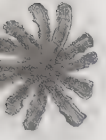


b



c

85



86



87



88



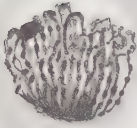
89



94



95



96



90



100



101



102



6



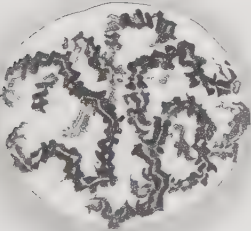
107



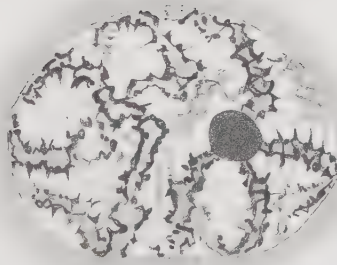
108



111



112



133



134



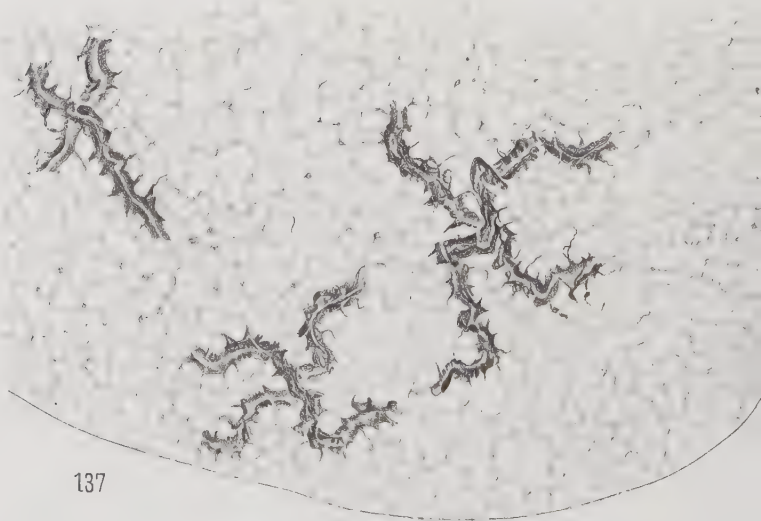
138



139



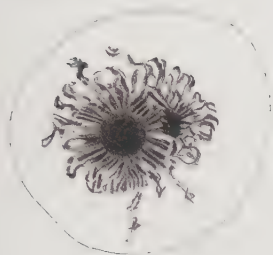
137



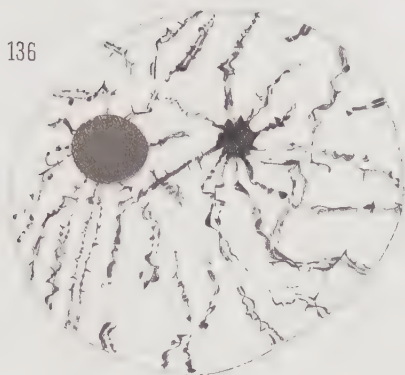
Delorme del.

OVOGÉN

135



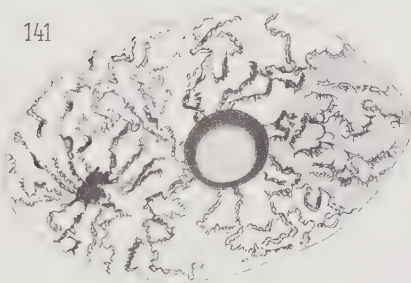
136



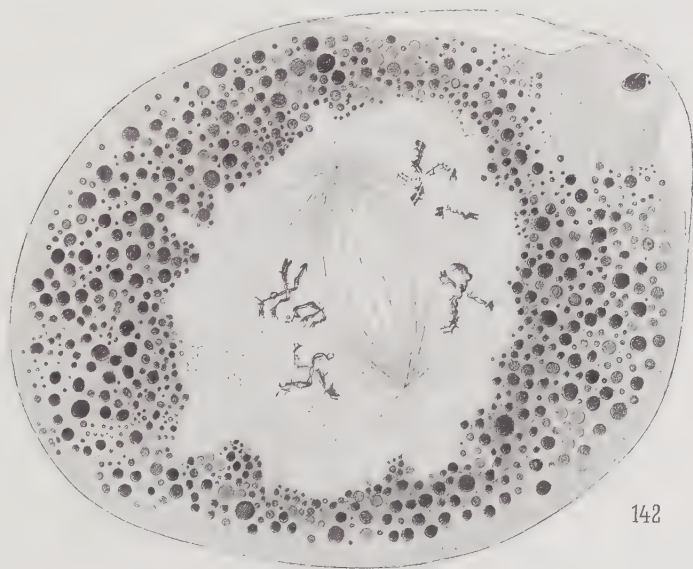
140



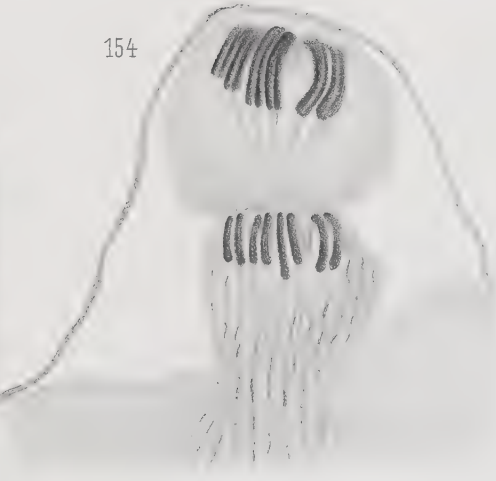
141



143



142



Delorme del.

Werner & Winter-Hausdorf sculp.

OVOGÉNÈSE DE SABELLARIA

